1101
10/11

LE RÔLE DE L'OSMOSE

EN BIOLOGIE

DU MÊME AUTEUR

Les incertitudes de la Biologie (24 figures (4e mille).

Un vol. in-18 broché. Prix : 5. fr. 75.

E. GREVIN — IMPRIMERIE DE LAGNY

L

Bibliothèque de Culture générale.

LECLERC DU SABLON

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE TOULOUSE

LE RÔLE DE L'OSMOSE EN BIOLOGIE

ESSAI DE PHYSIQUE VÉGÉTALE

170990.
S. S. 22.

PARIS
ERNEST FLAMMARION, ÉDITEUR
26, RUE RACINE, 26

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction réservés pour tous les pays.

Droits de traduction et de reproduction réservés
pour tous les pays
Copyright, 1920,
by Ernest Flammarion

INTRODUCTION

Le passage de l'eau et des substances dissoutes à travers certaines membranes plus ou moins perméables joue un rôle essentiel, quoique peu apparent, dans la vie des plantes. L'eau et les sels que les racines empruntent au sol traversent les membranes des cellules périphériques ; la sève ne peut s'élever jusqu'au sommet des arbres qu'en passant d'un élément cellulaire à l'autre ; les matières élaborées par les feuilles doivent également traverser un grand nombre de membranes pour se répandre dans toute la plante. Chaque cellule vivante est le siège de réactions qui exigent une circulation constante d'eau et de substances dissoutes aussi bien solides que gazeuses.

Tous ces échanges, qu'ils se produisent entre la plante et le milieu extérieur ou entre les éléments d'un même organe, sont indispensables au maintien de la vie. Les lois de la pesanteur et de la diffusion sont insuffisantes pour les expliquer ; souvent même les

choses se passent en sens inverse de ce que ces forces sembleraient indiquer. Il n'est d'ailleurs pas admissible que les mouvements qui ont lieu à l'intérieur des êtres vivants ne soient pas conformes aux lois physiques. La difficulté consiste à savoir quelles sont les forces qui entrent en jeu et à quelles lois elles sont soumises. On verra que tous les mouvements de liquides qui ont pour siège une plante vivante sont déterminés par la force de l'*osmose* découverte par Dutrochet en 1828. Les phénomènes sont connus ; il ne s'agit donc ni de les découvrir, ni de les provoquer, mais simplement de montrer qu'ils sont conformes aux lois de la physique. C'est cette démonstration qu'on trouvera dans les pages qui suivent.

LE RÔLE DE L'OSMOSE

EN BIOLOGIE

CHAPITRE PREMIER

OSMOSE

L'osmose est une force spéciale. — Si l'on plonge partiellement dans un vase contenant de l'eau pure une bougie en porcelaine poreuse telle que celles dont on se sert pour filtrer l'eau et renfermant de l'eau sucrée, il s'établit des échanges à travers les parois de la bougie ; l'eau pure entre, l'eau sucrée sort jusqu'à ce que le niveau soit le même et la concentration égale des deux côtés de la paroi ; l'équilibre est alors établi. Les seules forces qui soient entrées en jeu sont celles de la pesanteur et la diffusion. Les choses se sont en somme passées comme si la paroi poreuse n'avait pas existé ; son rôle a été seulement de retarder le moment de l'équilibre en ralentissant le déplacement des liquides. Il en est de même lorsqu'un liquide traverse un linge fin ou du papier filtre ordinaire.

L'existence d'une force autre que la pesanteur ou la diffusion a été révélée en 1828 à Dutrochet qui vit un sporange de Saprolégniée éclater dans l'eau sans cause apparente. Si le sporange avait éclaté, c'est que

le liquide intérieur avait acquis une pression considérable dont la production ne pouvait s'expliquer par aucune force alors connue. L'eau était entrée dans le sporange à travers la membrane perméable sous l'action d'une force spéciale qu'on a désignée sous le nom d'*osmose* et dont Dutrochet a étudié les lois.

Osmomètre de Dutrochet. — L'appareil dont

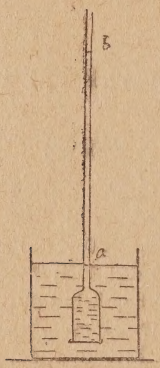


Fig. 1. — Osmomètre de Dutrochet.

il se servit, appelé osmomètre de Dutrochet, se compose simplement d'un tube (fig. 1) en verre dont une extrémité élargie est fermée par une membrane perméable. La difficulté était de trouver une membrane ayant les mêmes propriétés que les parois du sporange de Saprolégniée et qui permit par conséquent à la force de l'osmose de se manifester. Une membrane de vessie de porc ou du papier parchemin conviennent.

L'osmomètre contenant de l'eau sucrée est plongé dans l'eau pure de façon que le niveau de l'eau sucrée *a* soit sur le même plan horizontal que celui de l'eau pure; on fixe le tube et on l'observe. On voit bientôt

le niveau de l'eau sucrée s'élever lentement dans le tube, atteindre au bout de quelques heures le niveau *b*, puis redescendre jusqu'en *a*. Telle est la façon dont s'est manifestée la force de l'osmose. Lorsque le niveau est revenu en *a*, la concentration en sucre est la même des deux côtés de la membrane, l'équilibre est établi ; voyons ce qui s'est passé.

Dans les pores de la membrane perméable, il s'est établi un double courant de molécules. Les molécules d'eau entrent dans le tube et les molécules de sucre en sortent. Le mouvement des molécules de sucre est dû à la diffusion et par conséquent ne prendra fin que lorsque la concentration sera la même des deux côtés de la membrane, comme le montre l'expérience. Le mouvement des molécules d'eau est déterminé par l'attraction (que nous appellerons provisoirement pouvoir osmotique) de la solution sucrée ; il tend à être ralenti par la pression de la colonne d'eau sur la membrane. Or le pouvoir osmotique diminue constamment dans le tube, parce que la différence de concentration de l'eau sucrée des deux côtés de la membrane s'atténue ; d'autre part, la pression de la colonne d'eau commence par augmenter. On conçoit donc que l'entrée de l'eau se ralentisse et finisse par cesser lorsque la pression de la colonne d'eau équilibre le pouvoir osmotique. Puis, le pouvoir osmotique continuant à diminuer dans le tube, la pression de la colonne d'eau devient supérieure au pouvoir osmotique ; les molécules d'eau sortent alors du tube au lieu d'y entrer et le mouvement ne s'arrête que lorsque le niveau et la concentration sont les mêmes dans le vase et dans le tube.

On appelle *pouvoir osmotique* de la solution la pression exercée par la colonne de liquide au moment où elle atteint sa plus grande hauteur, en *a b*. C'est la force avec laquelle la solution attire l'eau à travers

la membrane. Il est bien entendu que ce pouvoir osmotique doit s'entendre de la solution renfermée dans l'osmomètre par rapport au liquide extérieur, au moment où le niveau *b* est atteint, et non de la solution primitive par rapport à l'eau pure ; c'est un pouvoir osmotique relatif.

Pour qu'il y ait phénomène d'osmose, il ne suffit pas qu'il y ait filtration d'un liquide à travers une membrane, il faut encore qu'il se manifeste une force spéciale qui se mesure par le pouvoir osmotique ; et pour cela, certaines conditions, les unes relatives à la membrane, les autres relatives au liquide, sont nécessaires.

Il est difficile de préciser les conditions auxquelles la membrane doit satisfaire ; il ne suffit pas que les pores soient très étroits, il faut que l'eau la mouille et fasse avec elle certaines combinaisons d'ailleurs mal définies. Beaucoup de membranes d'origine animale ou végétale et le papier parcheminé sont dans ce cas.

Pour qu'il y ait osmose, il faut que les deux liquides qui sont de part et d'autre de la membrane soient différents. Les solutions aqueuses étant les seules qui aient de l'intérêt en biologie, nous ne nous occuperons que de celles-là ; on doit donc employer soit de l'eau pure et une solution, soit deux solutions de concentrations différentes.

Il y a cependant certaines solutions aqueuses qui ne donnent pas lieu à des phénomènes d'osmose et ne manifestent qu'un pouvoir osmotique nul ou très faible ; telles sont les solutions de dextrine, d'amidon soluble et d'un grand nombre d'autres substances, la plupart de nature organique. Ce sont les *liquides colloïdaux* formés par les corps colloïdes qu'on oppose aux corps *cristalloïdes* dont les solutions ont au contraire un pouvoir osmotique net.

Les corps cristalloïdes comprennent la très grande majorité des sels et beaucoup de substances organiques; on les appelle cristalloïdes parce qu'en général ils ont la propriété de cristalliser.

On s'explique cette différence entre les colloïdes et les cristalloïdes par ce fait que les cristalloïdes seuls forment de véritables solutions où les molécules du corps dissous se séparent. Les liquides colloïdaux au contraire ne sont pas de véritables solutions. Les molécules du corps soi-disant dissous ne sont pas séparées mais demeurent réunies en des sortes de grains relativement gros qui restent en suspension. Aussi les liquides colloïdaux ne sont jamais complètement limpides comme les véritables solutions et ont toujours un aspect plus ou moins trouble. Ce n'est d'ailleurs pas là une simple hypothèse, car l'examen d'un liquide colloïdal à l'ultra-microscope permet de voir directement les grains ou agrégats de molécules.

L'étude d'un grand nombre de solutions a permis à Dutrochet de formuler certaines lois :

1° Pour une même substance dissoute, le pouvoir osmotique augmente avec la concentration de la solution.

2° Des solutions de corps différents qui ont la même concentration ont des pouvoirs osmotiques différents.

3° Pour une même solution, le pouvoir osmotique augmente avec la température.

Les mesures faites avec l'osmomètre de Dutrochet donnent lieu à certaines critiques. Nous avons vu qu'elles ne montrent pas le pouvoir osmotique absolu d'une solution, mais le pouvoir osmotique relatif de la solution qui se trouve dans l'osmomètre à un moment donné par rapport à la solution qui se trouve à l'extérieur. Une autre difficulté vient de ce que, pour une même solution mise au début dans l'osmomètre, le liquide s'élève plus ou moins haut suivant le rap-

port qui existe entre les sections du tube dans la partie large et la partie étroite. Dans tous les cas, la mesure du pouvoir osmotique ne correspond jamais à un état d'équilibre permanent ; l'équilibre définitif n'étant atteint que lorsque la force osmotique ne se manifeste plus.

Toutes ces causes d'erreur ou tout au moins d'imprécision sont éliminées par l'emploi des membranes dites semi-perméables. Une membrane de vessie qui se laisse traverser par l'eau et les substances dissoutes est une *membrane perméable ;* on appelle *membranes semi-perméables* les membranes, telles que celles que nous allons étudier maintenant, qui se laissent traverser seulement par l'eau et ne laissent pas passer les substances dissoutes.

Membranes semi-perméables. — On peut obtenir une membrane semi-perméable en faisant réagir du chlorure de calcium sur du carbonate de potassium. Pour cela, on fait une boulette de chlorure de calcium pulvérisé pétri avec très peu d'eau et on la plonge dans une solution de carbonate de potassium. Il se forme alors autour de la boulette une sorte de vésicule limitée par une membrane opaque qui grandit en prenant des formes variées. Que s'est-il produit?

Au contact de l'eau, le chlorure de calcium s'est dissous et, en présence du carbonate de potassium, a réagi en donnant du chlorure de potassium qui reste dissous et du carbonate de calcium qui se précipite. Or le précipité, obtenu dans la région où les deux solutions arrivent en contact, forme une membrane continue semi-perméable qui sépare le carbonate de potassium du chlorure de calcium. Le liquide intérieur, saturé de chlorure de calcium, a un pouvoir osmotique supérieur à celui de la solution de carbonate de potassium qui est extérieure ;

l'eau est donc attirée vers l'intérieur à travers la membrane semi-perméable; il en résulte une augmentation de pression à l'intérieur de la vésicule; les particules du précipité de carbonate de calcium sont écartées les unes des autres; les deux solutions, intérieure et extérieure, arrivent ainsi en contact et rétablissent la continuité de la membrane par une nouvelle formation de précipité. La vésicule continuera à s'agrandir par ce mécanisme tant qu'il y aura une différence de pouvoir osmotique entre les deux solutions. La membrane de carbonate de calcium est traversée par l'eau seule et ne laisse passer aucune molécule de carbonate de potassium ou de chlorure de calcium.

On peut obtenir des membranes semi-perméables en faisant réagir d'autres substances. Ainsi le sulfate de cuivre et le ferrocyanure de potassium produisent une membrane de ferrocyanure de cuivre; le tanin et la gélatine donnent une membrane de tanate de gélatine. C'est avec cette dernière réaction que les membranes semi-perméables ont été découvertes par Traube en 1868.

Ces membranes de précipité, extrêmement fragiles, ne peuvent supporter une pression même faible et par conséquent ne se prêtent pas à la mesure du pouvoir osmotique des solutions. Pfeffer a tourné la difficulté de la façon suivante. A l'intérieur d'un tube en terre poreuse comme on en emploie pour les piles ou les filtres, il met une solution de ferrocyanure de potassium (à 3 %), puis il plonge ce tube dans une solution de sulfate de cuivre (à 5 %). Les deux solutions se rencontrent à l'intérieur même de la paroi poreuse, réagissent l'une sur l'autre et forment un précipité de ferrocyanure de cuivre qui constitue une membrane semi-perméable. Mais au lieu d'être libre, cette membrane est appuyée sur la porcelaine et par

cela même consolidée ; elle pourra dès lors supporter des pressions considérables et servir à la mesure du pouvoir osmotique ; c'est là le principe de l'osmomètre de Pfeffer.

L'appareil se compose d'un vase en terre poreuse P (fig. 2) dans la paroi duquel on a fait déposer, avec

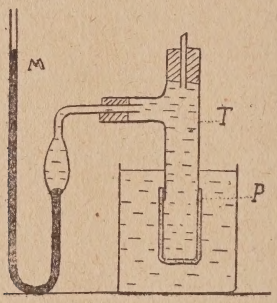


Fig. 2. — Osmomètre de Pfeffer ; P, vase en terre poreuse.

toutes les précautions voulues, une membrane semi-perméable de ferrocyanure de cuivre ; à la partie supérieure est mastiqué un tube en verre T dont la branche verticale est fermée et dont la branche horizontale porte un manomètre à mercure M. On le remplit avec la solution dont on veut mesurer le pouvoir osmotique, puis on plonge la partie inférieure dans l'eau pure.

L'eau, attirée par le pouvoir osmotique de la solution, traverse la membrane semi-perméable et augmente la pression à l'intérieur de l'osmomètre. Le mercure s'élève dans le manomètre, puis s'arrête et reste invariable. La pression indiquée est alors égale au pouvoir osmotique de la solution.

Il est facile de comprendre ce qui s'est passé. L'eau qui traverse la membrane est attirée par le pouvoir

osmotique de la solution et repoussée par la pression intérieure mesurée par le manomètre; on conçoit donc que l'eau cessera d'entrer lorsque cette pression sera précisément égale au pouvoir osmotique. Il y aura alors équilibre; et comme la matière dissoute ne sort pas de l'osmomètre, qu'il n'y a pas diosmose, il n'y a pas de raison pour que la position d'équilibre une fois atteinte soit modifiée. La pression ne diminue pas comme dans l'osmomètre de Dutrochet; l'appareil reste en quelque sorte chargé.

Il va sans dire que le pouvoir osmotique indiqué par le manomètre est celui de la solution primitive légèrement diluée par l'eau qui a traversé la membrane. La dilution est d'ailleurs bien moindre avec un manomètre à mercure que si la pression était mesurée par la solution elle-même comme dans l'osmomètre de Dutrochet.

L'osmomètre de Pfeffer, construit avec une membrane semi-perméable, donne des indications beaucoup plus précises que l'osmomètre de Dutrochet. Il fournit directement le pouvoir osmotique absolu d'une solution, c'est-à-dire le pouvoir osmotique par rapport à l'eau pure. Il permet de vérifier que le pouvoir osmotique relatif d'une solution par rapport à une autre solution moins concentrée est égal à la différence des pouvoirs osmotiques absolus des deux solutions.

L'inconvénient de l'osmomètre de Pfeffer est d'être d'un emploi très délicat; il est très difficile d'obtenir une membrane semi-perméable sans fissure et qui permette au pouvoir osmotique de se manifester complètement. Aussi la plupart des mesures ont-elles été faites par d'autres méthodes moins précises peut-être, mais plus faciles (p. 28).

Lois de l'osmose. — Les lois de l'osmose peuvent être énoncées grâce aux expériences de Pfeffer et à

celles de de Vries dont nous verrons plus loin le principe (Ch. II); mais elles n'ont réellement constitué un corps de doctrine cohérent qu'à la suite de l'hypothèse de Van t'Hoff.

Van t'Hoff a été conduit à supposer que les corps dissous dans un liquide se trouvent à l'état gazeux, ou du moins se conduisent comme tels; le pouvoir osmotique de la solution correspond à la force élastique du gaz et se trouve soumis aux mêmes lois. C'est là le postulat fondamental de l'osmose. On peut en déduire *a priori* les lois déjà obtenues par l'expérience; on en a même prévu de nouvelles qui n'étaient pas encore connues et que l'expérience a vérifiées. On va voir que les lois de l'osmose sont parallèles, on pourrait presque dire identiques, à celles qui régissent la force élastique du gaz.

1° Les pouvoirs osmotiques des solutions d'un même corps sont proportionnels à la concentration.

Cette loi, dite *loi des concentrations*, correspond à la loi de Mariotte qui peut s'énoncer : la force élastique d'une masse gazeuse à volume constant est proportionnelle au poids de ce gaz. Elle ne s'applique qu'aux solutions diluées; au-dessus d'un certain degré de concentration, le pouvoir osmotique augmente plus vite que la concentration.

2° Lorsque la température s'élève, le pouvoir osmotique d'une solution donnée augmente proportionnellement au binôme de dilatation des gaz. Si le pouvoir osmotique est p_0 à $0°$, le pouvoir osmotique p à $t°$ sera :

$$p = p_0 \left(1 + \frac{t°}{273}\right)$$

C'est exactement la même formule qui donne l'augmentation de la force élastique d'une masse de gaz chauffée sous un volume constant; cette loi avait

échappé aux expérimentateurs, mais elle a été suggérée par l'hypothèse de Van t'Hoff, puis vérifiée.

3° Deux solutions de substances différentes qui renferment sous le même volume le même nombre de molécules (ou d'ions) libres ont le même pouvoir osmotique. C'est la loi des *concentrations moléculaires* au sujet de laquelle quelques explications sont nécessaires.

On peut évaluer la concentration d'une solution de deux façons ; d'abord en poids, c'est la manière ordinaire : quand on dit qu'une solution de sucre est à 10 %, on veut dire que 100 centimètres cubes de solution renferment 10 grammes de sucre. On peut en second lieu employer les concentrations moléculaires. Le poids moléculaire du saccharose étant 342, on dira qu'une solution renferme une molécule de saccharose si elle en renferme 342 grammes. De même, le poids moléculaire du glucose étant 180, une solution de 180 grammes de glucose renferme une molécule de glucose. Deux solutions d'égal volume qui contiennent l'une 342 grammes de saccharose, l'autre 180 grammes de glucose, contiennent le même nombre de molécules, sont équimoléculaires. Deux solutions sont encore équimoléculaires si elles renferment sous le même volume la moitié, le quart, le dixième d'une molécule d'un corps quelconque. D'après la loi des concentrations moléculaires, les solutions équimoléculaires ont le même pouvoir osmotique, elles sont *isotoniques*. Cette loi, ainsi énoncée, ne s'applique qu'aux solutions de matières organiques qui, comme on le sait, ne sont pas conductrices de l'électricité et dont les molécules ne sont pas dissociées.

Il en est autrement des solutions salines, conductrices de l'électricité. Dans une solution de chlorure de sodium, les molécules, au lieu de rester entières,

se décomposent en deux éléments appelés ions, l'un comprenant le métal et l'autre le reste de la molécule. Le pouvoir osmotique est alors proportionnel au nombre des ions. Le pouvoir osmotique d'une solution de sel marin devrait ainsi être égal au double du pouvoir osmotique d'une solution équimoléculaire de glucose. En fait, au moins pour les solutions dont on fait couramment usage, il est seulement égal aux trois demies ; car une partie seulement des molécules est dissociée en ions. On appelle *coefficient isotonique* du sel marin le nombre $\frac{3}{2}$ par lequel il faut multiplier le pouvoir osmotique d'une solution organique pour avoir le pouvoir osmotique d'une solution équimoléculaire de sel marin. Les sels qui renferment un atome de métal dans leur molécule ont un coefficient isotonique égal à $\frac{3}{2}$; ceux qui en renferment 2 ou 3 et dont les molécules se dissocient en 3 ou 4 ions ont un coefficient isotonique égal à $\frac{4}{2}$ ou $\frac{5}{2}$. Il résulte de cette règle que, à concentration égale, les solutions salines ont en général un pouvoir osmotique plus fort que les solutions organiques, d'abord à cause de leur coefficient isotonique, puis à cause de leur poids moléculaire ordinairement plus faible.

En somme, cette troisième loi, dite loi des *concentrations moléculaires*, consiste à dire que le pouvoir osmotique d'une solution, à volume constant et à une température donnée, est indépendant de la nature de la substance dissoute et dépend uniquement du nombre des particules (molécules ou ions) libres de cette substance.

De même, la force élastique d'une masse gazeuse, à volume constant et à température donnée, est pro-

portionnelle au nombre des molécules du gaz, quel que soit ce gaz.

Ce parallélisme entre les lois de l'osmose et celles de la force élastique des gaz facilite la solution de beaucoup de questions relatives à l'osmose. Si on ne prévoit pas avec certitude le phénomène osmotique qui se produira dans des conditions données, on n'a qu'à voir ce qui se passerait pour la force élastique du gaz dans des conditions analogues et à faire une transposition.

CHAPITRE II

TURGESCENCE ET PLASMOLYSE

Cellule végétale; membrane perméable; membrane semi-perméable. — Une cellule végétale se compose ordinairement de quatre éléments (fig. 3). A l'extérieur se trouve une *membrane de cellulose* rigide *c* qui entoure complètement le *protoplasma p* contenant le *noyau n;* le protoplasma est creusé d'une vacuole centrale *v* remplie d'un liquide qui est le *suc cellulaire.* Nous ne nous occuperons pas du noyau qui ne joue pas de rôle spécial dans les phénomènes que nous allons étudier. Le protoplasma forme une sorte de sac appliqué contre la face interne de la membrane de cellulose et renfermant le suc cellulaire. Il a un aspect granuleux; mais, au contact de la membrane de cellulose et du suc cellulaire, il devient homogène et se trouve ainsi limité, vers l'intérieur et vers l'extérieur, par de minces membranes de nature albuminoïde.

Quelles sont, au point de vue de la perméabilité, les propriétés des membranes qui entourent le suc cellulaire? Si l'on plonge des cellules vivantes dans

une solution diluée d'éosine, on voit la coloration rouge envahir peu à peu la cellulose et s'arrêter devant le protoplasma. On peut en conclure que la membrane de cellulose est perméable, c'est-à-dire se laisse traverser aussi bien par les substances dissoutes que par l'eau, tandis que le protoplasma, ou tout au moins la mince membrane qui limite le protoplasma vers l'extérieur, est semi-perméable.

On peut faire la démonstration d'une autre façon.

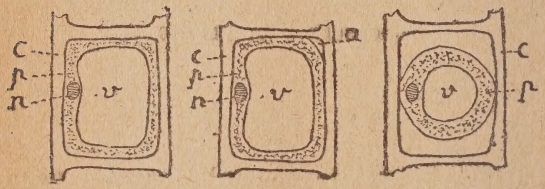


Fig. 3. — Cellule végétale ; *c*, membrane de cellulose ; *p*, protoplasma ; *n*, noyau ; *v*, vacuole.
Fig. 4. — Même cellule avec un commencement de plasmolyse en *a*.
Fig. 5. — Même cellule complètement plasmolysée.

On met des cellules dans une solution très diluée de sulfate de fer, à $\frac{1}{280.000}$ par exemple, les solutions plus concentrées étant toxiques ; on les y laisse 24 heures, puis on les fait passer dans une solution de ferrocyanure de potassium. On voit bientôt toute la membrane de cellulose se colorer en noir par un précipité de ferrocyanure de fer, tandis que le protoplasma reste incolore. C'est donc que le sulfate de fer avait pénétré dans la cellulose perméable tandis qu'il avait été arrêté par le protoplasma semi-perméable.

Cette expérience montre que la membrane externe du protoplasma est semi-perméable. La membrane

interne a les mêmes propriétés. Examinons en effet une cellule parenchymateuse d'un pétale de Violette; la membrane de cellulose et le protoplasma sont incolores, le suc cellulaire seul est coloré en violet. Le fait que la matière colorante dissoute dans le suc cellulaire ne pénètre pas dans le protoplasma démontre que la membrane protoplasmique interne est semi-perméable. On pourrait faire des observations analogues sur les Betteraves rouges qui doivent leur coloration à une substance dissoute dans le suc cellulaire.

On peut donc considérer une cellule végétale comme formée du suc cellulaire entouré de deux membranes concentriques : à l'extérieur une membrane de cellulose perméable, à l'intérieur une membrane semi-perméable formée par l'ensemble de la couche protoplasmique. Ce sont les éléments essentiels d'un osmomètre de Pfeffer. Le suc cellulaire correspond à la solution renfermée dans l'osmomètre, la membrane protoplasmique à la membrane semi-perméable de ferrocyanure de cuivre et la membrane de cellulose à la paroi de porcelaine qui consolide le précipité de ferrocyanure.

Turgescence de la cellule. — D'après ce que nous savons des propriétés des membranes, il est facile de prévoir ce qui se passera lorsqu'une cellule pourvue d'un suc cellulaire ayant un pouvoir osmotique considérable sera plongée dans l'eau pure. Les substances dissoutes dans le suc cellulaire, arrêtées par le protoplasma, resteront dans la vacuole. D'autre part, l'eau, attirée par le pouvoir osmotique du suc cellulaire, pénétrera dans la vacuole en traversant les membranes. Il en résultera une augmentation de la pression intérieure de la cellule.

C'est le même phénomène qui se produit dans l'osmomètre de Pfeffer. La seule différence est que, dans

l'osmomètre, la pression intérieure est mesurée par le manomètre, tandis que, dans la cellule, la pression s'exerce simplement sur la paroi interne du protoplasma sans que nous puissions en avoir la mesure directe. L'eau cesse d'entrer dans l'osmomètre et l'équilibre est atteint lorsque la pression du mercure qui repousse l'eau est égale au pouvoir osmotique qui l'attire. De même, l'eau entrera dans la cellule jusqu'à ce que la pression interne qui la repousse égale le pouvoir osmotique qui l'attire. A ce moment, l'équilibre sera atteint, et la pression interne sera précisément égale au pouvoir osmotique du suc cellulaire.

On appelle *turgescence* d'une cellule la pression que le suc cellulaire exerce sur la face interne du sac protoplasmique. On voit que, quand une cellule est plongée dans l'eau pure, la turgescence est égale au pouvoir osmotique du suc cellulaire. Que deviendra la turgescence si le liquide extérieur a lui-même un certain pouvoir osmotique inférieur à celui du suc cellulaire?

La force qui attire l'eau dans la cellule est toujours égale au pouvoir osmotique P du suc cellulaire; mais la force qui la repousse est égale à la turgescence T augmentée du pouvoir osmotique p du liquide extérieur qui tend à attirer l'eau de la vacuole vers l'extérieur à travers les membranes. Si l'on suppose l'équilibre atteint, on aura :

$$P = T + p, \text{ ou } T = P - p$$

la turgescence sera donc égale à la différence des pouvoirs osmotiques du suc cellulaire et du liquide extérieur; de même que la pression indiquée par le manomètre d'un osmomètre est égale à la différence des pouvoirs osmotiques des liquides intérieur et extérieur.

Plasmolyse de la cellule. — Le pouvoir osmo-

tique du suc cellulaire restant invariable, la turgescence de la cellule diminue donc à mesure que le pouvoir osmotique du liquide extérieur augmente. La turgescence sera nulle si le pouvoir osmotique est le même des deux côtés des membranes. Si l'on suppose maintenant que le pouvoir osmotique du liquide extérieur continue à augmenter, le courant de l'eau à travers les membranes changera de sens et c'est l'eau du suc cellulaire qui sortira de la cellule. Il en résultera une concentration du suc cellulaire et une dilution du liquide extérieur ; la turgescence étant nulle, l'équilibre sera établi lorsque ces deux liquides auront le même pouvoir osmotique, seront *isotoniques*.

Mais la sortie de l'eau a déterminé des changements à l'intérieur de la cellule. La vacuole en se réduisant a entraîné la contraction de l'enveloppe protoplasmique qui s'est séparée de la membrane de cellulose rigide. Le décollement commence aux angles de la cellule (en *a*, fig. 4) et se propage sur tout le pourtour à mesure que la vacuole se contracte. Finalement, le protoplasma entourant le suc cellulaire forme une petite sphère au milieu de la cellule (fig. 5).

Lorsque le protoplasma se détache de la membrane de cellulose on dit qu'il y a *plasmolyse*, que la cellule est *plasmolysée*. On comprend que la plasmolyse est poussée plus ou moins loin suivant que la concentration du liquide extérieur est plus ou moins grande. Lorsque le liquide extérieur a un pouvoir osmotique très peu supérieur à celui du suc cellulaire, il suffit de la sortie d'une très petite quantité d'eau pour établir l'équilibre et c'est à peine si le décollement du protoplasma commence à se produire aux angles. Si au contraire la différence des pouvoirs osmotiques est considérable, l'isotonie ne sera atteinte que lorsqu'une notable quantité d'eau sera sortie de la cellule ; la plasmolyse sera complète.

Il en résulte une méthode pour mesurer le pouvoir osmotique du suc cellulaire. Supposons que l'on plonge une cellule dans une série de solutions de saccharose dont la concentration, d'abord très faible, augmente progressivement. Tant que le pouvoir osmotique de la solution sera inférieur à celui du suc cellulaire, la cellule sera turgescente ; dès qu'il deviendra supérieur, la plasmolyse commencera. Si l'on emploie des solutions à 8 °/₀, 8,5 °/₀, 9 °/₀, etc. et si la plasmolyse apparaît seulement dans la solution à 9 °/₀, on en conclura que le pouvoir osmotique du suc cellulaire est inférieur à celui d'une solution de saccharose à 9 °/₀, et supérieur à celui d'une solution à 8,5 °/₀. On aura ainsi une valeur approchée du pouvoir osmotique du suc cellulaire. L'erreur sera d'autant plus faible qu'on aura employé des solutions de saccharose à concentrations plus rapprochées l'une de l'autre. Les solutions de nitrate de potassium ou de chlorure de sodium peuvent être utilisées comme celles de saccharose.

Pouvoir osmotique du suc cellulaire. — Le pouvoir osmotique que l'on mesure est celui du suc cellulaire au moment où la plasmolyse commence ; mais alors il est déjà sorti une petite quantité d'eau de la cellule, ce qui a augmenté le pouvoir osmotique.

Si l'on suppose la membrane de cellulose absolument rigide, l'erreur est très faible, car il suffit de la sortie d'une quantité d'eau infime pour déterminer la plasmolyse. Mais il arrive souvent que la membrane est plus ou moins extensible et élastique ; voyons alors ce qui se passe.

Supposons une cellule à parois extensibles ; soit V_1 son volume lorsque la turgescence est nulle et que par conséquent les parois ne sont pas distendues. Je la mets dans l'eau pure, elle devient turgescente, ses parois se distendent, son volume augmente et devient

égal à $V > V_1$; j'appelle P son pouvoir osmotique qu'il s'agit de mesurer, qui correspond au volume V et se trouve égal à la turgescence T. Je procède de la façon ordinaire et je mets la cellule dans des solutions de nitrate de potassium de plus en plus concentrées. Dans une solution de pouvoir osmotique $p < P$, l'eau, sous l'influence de $T + p > P$, commence à sortir de la cellule, le volume de la vacuole diminue ; mais le protoplasma ne se détache pas de la membrane, car les parois de cellulose distendues suivent le mouvement de contraction du protoplasma et reviennent peu à peu à leurs dimensions primitives. Pendant ce temps, le pouvoir osmotique du suc cellulaire augmente ; je suppose qu'il est égal à $P_1 > P$ lorsque le volume de la cellule est redevenu V_1. La plasmolyse ne commencera à se produire que si j'emploie une solution de nitrate à pouvoir osmotique un peu supérieur à P_1. Ce que je mesurerai alors, ce ne sera donc pas le pouvoir osmotique P correspondant au volume V, mais un pouvoir osmotique P_1 supérieur.

Il est d'ailleurs facile de passer de P_1 à P, si l'on a mesuré directement la réduction de volume subie par la cellule. Si le volume, étant V lorsque le pouvoir osmotique était P, se trouve réduit à V_1 lorsque le pouvoir osmotique est devenu P_1, on aura, d'après la loi des concentrations : $P\ V = P_1\ V_1$, d'où on peut tirer P. Lorsque, pendant ce qu'on appelle quelquefois la *déturgescence* de la cellule, la diminution de volume est notable, il est indispensable de faire cette correction. En réalité, les cellules sont toujours plus ou moins extensibles et le volume augmente toujours un peu sous l'influence de la turgescence, mais le plus souvent l'augmentation est assez faible pour pouvoir être négligée.

Les mesures effectuées sur un grand nombre de cel-

lules ont donné des résultats extrêmement variables. Les cellules dont le pouvoir osmotique est le plus considérable sont celles des plantes qui vivent dans l'eau de mer; la valeur trouvée dépasse quelquefois 20 atmosphères. Puis viennent les plantes aériennes dont le pouvoir osmotique, très variable suivant les espèces et les organes, peut s'abaisser au-dessous de 3 atmosphères; ce sont les plantes grasses et les organes de réserve qui ont le pouvoir osmotique le plus fort. Enfin, c'est chez les plantes vivant dans les eaux douces que le pouvoir osmotique est le plus faible.

Le pouvoir osmotique du suc cellulaire tient aux substances qui y sont dissoutes. Ce sont surtout des matières organiques, sucres ou acides. Les sels minéraux absorbés par les racines et notamment les nitrates peuvent aussi contribuer à augmenter le pouvoir osmotique des cellules tant qu'ils ne sont pas entrés dans des combinaisons organiques de nature colloïdale. Les plantes marines doivent leur pouvoir osmotique considérable aux sels de l'eau de mer qu'elles ont absorbés.

On peut déduire de la plasmolyse de la cellule une méthode pour mesurer le pouvoir osmotique d'une solution. Deux solutions qui déterminent la plasmolyse de la même cellule ont le même pouvoir osmotique; si l'on connaît déjà le pouvoir osmotique de l'une, on en conclut le pouvoir osmotique de l'autre. C'est ainsi que de Vries a étudié les pouvoirs osmotiques de diverses solutions minérales; cette méthode est bien plus facile que l'emploi de l'osmomètre.

Valeur de la turgescence. — Les différences énormes constatées entre les pouvoirs osmotiques des diverses plantes sont une nécessité physiologique. On sait en effet qu'une plante ne peut s'accroître que

si ses cellules sont turgescentes, et les cellules ne sont turgescentes que si leur pouvoir osmotique est supérieur à celui du liquide extérieur.

Le pouvoir osmotique de l'eau de mer étant d'environ 18 atmosphères, les cellules des plantes marines ne seront turgescentes que si leur pouvoir osmotique a une valeur supérieure; pour ces plantes, un pouvoir osmotique très élevé est donc une nécessité. Pour les plantes d'eau douce au contraire ce serait un danger. Une cellule dont le pouvoir osmotique est de 20 atmosphères et qui vit dans l'eau de mer a une turgescence de deux atmosphères seulement qui peut être supportée ; dans l'eau pure au contraire, elle aurait une turgescence de 20 atmosphères qui la ferait éclater ou tout au moins désorganiserait le protoplasma.

Pour qu'une plante vivant dans l'eau se développe normalement, il est nécessaire que son pouvoir osmotique soit un peu supérieur à celui du liquide extérieur. On a constaté dans bien des cas que le pouvoir osmotique se modifie de façon que ce résultat soit atteint. Si l'on cultive par exemple un Champignon tel que le *Penicillium glaucum* dans un liquide à pouvoir osmotique faible, égal à 2 ou 3 atmosphères, le pouvoir osmotique des cellules sera seulement un peu supérieur; puis, si on augmente la concentration du liquide de culture, le *Penicillium* aura un pouvoir osmotique de plus en plus fort et toujours supérieur à celui du liquide extérieur, de façon à maintenir la turgescence de ces cellules. On est arrivé ainsi à cultiver le *Penicillium* dans un liquide dont le pouvoir osmotique était égal à 160 atmosphères. Pour que l'adaptation soit possible, il faut qu'elle se fasse progressivement; si un *Penicillium* cultivé dans les conditions ordinaires était mis d'emblée dans une solution très concentrée, les cellules seraient plas-

molysées et le développement cesserait. Inversement, si un *Penicillium* adapté à un liquide très concentré était plongé dans l'eau pure, il ne pourrait supporter la turgescence énorme qui en résulterait.

Ce qui vient d'être dit s'applique seulement aux cellules qui sont directement au contact du liquide extérieur ; voyons ce qui se passe pour une cellule entourée complètement d'autres cellules vivantes. Soient C_1 et C_2 deux cellules voisines ayant respectivement un pouvoir osmotique p_1 et p_2 et une turgescence t_1 et t_2. A travers la paroi mitoyenne l'eau sera attirée de C_1 vers C_2 par le pouvoir osmotique p_2, et de C_2 en C_1 par le pouvoir osmotique p_1 ; elle sera de plus repoussée de C_1 vers C_2 par la turgescence t_1, et de C_2 en C_1 par la turgescence t_2. L'équilibre sera donc établi lorsque les forces agissant en sens contraire seront égales, c'est-à-dire lorsque

$$p_2 + t_1 = p_1 + t_2, \text{ ou } p_2 - p_1 = t_2 - t_1.$$

Lorsque les pouvoirs osmotiques seront égaux, les turgescences seront donc aussi égales ; lorsqu'ils seront inégaux, la différence des turgescences sera la même que celle des pouvoirs osmotiques. La turgescence acquise au contact du liquide extérieur se propagera ainsi de proche en proche dans l'intérieur des tissus.

Chez les plantes aériennes, les choses sont un peu plus compliquées. On peut bien évaluer le pouvoir osmotique du suc cellulaire, mais on ne voit pas toujours clairement ce qui joue le rôle de liquide extérieur. Les tiges et les feuilles sont normalement dans l'air ; les racines ne sont que rarement au contact d'un milieu liquide. Le plus souvent la turgescence résulte de l'eau empruntée à un sol qui n'en renferme qu'une faible proportion. On comprend qu'alors l'évaluation de la turgescence soit à peu près impossible.

La propagation de la turgescence se fait dans les plantes aériennes comme dans les plantes aquatiques ; mais le contact de l'air est une nouvelle cause de perturbation. L'eau du suc cellulaire peut en effet s'évaporer à travers les membranes qui limitent la plante ; il en résulte une diminution de turgescence difficile à apprécier et qui peut se propager à l'intérieur des tissus. C'est là, on le sait, la cause du flétrissement des feuilles qui survient pendant les journées chaudes et sèches. Ce sujet sera d'ailleurs traité d'une façon plus complète à propos de la circulation de l'eau.

Dans les cellules superficielles, dont une des faces au moins est au contact de l'air, la turgescence n'est pas équilibrée, sur cette face, par la turgescence des cellules voisines et tend alors à chasser l'eau vers l'extérieur. Ordinairement, les membranes superficielles des plantes sont assez peu perméables pour s'opposer à la sortie de l'eau. Mais nous verrons plus loin (Ch. VI) que dans certains cas il y a sortie de liquide ; c'est le mécanisme ordinaire des sécrétions.

Dans les cas où la turgescence peut être évaluée, on constate qu'elle est souvent égale à plusieurs atmosphères. Il peut paraître extraordinaire que des membranes aussi délicates que celles qui entourent la vacuole puissent supporter des pressions aussi fortes. Remarquons d'abord que la membrane de cellulose est formée d'une matière très résistante, et que la résistance est encore augmentée par les faibles dimensions des cellules ; on sait en effet que la résistance est inversement proportionnelle au rayon de courbure. Quant à la membrane protoplasmique, elle est, il est vrai, très délicate ; mais dans une cellule turgescente, elle est appliquée contre la membrane de cellulose qui supporte ainsi toute la pression. La disposition est la même que dans un pneu de bicyclette. La chambre à air très mince ne peut supporter la

pression de l'air que parce qu'elle est appliquée contre l'enveloppe extérieure beaucoup plus épaisse.

Il arrive cependant que les cellules, comme les pneus de bicyclettes, ne peuvent supporter la pression interne à laquelle elles sont soumises et éclatent. Le cas des grains de pollen est bien connu. Dans l'eau pure, un grain de pollen éclate. On en comprend la raison. Lorsque le grain est dans l'air, la turgescence est nulle. Si on le plonge dans l'eau pure, le pouvoir osmotique considérable du suc cellulaire attire l'eau jusqu'à ce que la turgescence ait acquis une valeur correspondante qui ne peut être supportée par les parois; de là l'éclatement. On sait que pour faire germer un grain de pollen on doit le mettre dans l'eau sucrée. La turgescence, alors égale à la différence des pouvoirs osmotiques du suc cellulaire et de l'eau sucrée, est suffisante pour permettre la germination et insuffisante pour provoquer la rupture.

En somme, une cellule végétale est comparable à un osmomètre de Pfeffer; la vacuole centrale, renfermant une solution qui a un certain pouvoir osmotique, est entourée d'une membrane protoplasmique que nous considérerons, provisoirement au moins, comme semi-perméable. La membrane protoplasmique très délicate est consolidée par la membrane de cellulose beaucoup plus résistante, comme dans l'osmomètre la membrane de précipité est renforcée par la paroi du vase en porcelaine. Mais tandis que l'osmomètre porte un manomètre qui permet d'évaluer directement la pression interne, la turgescence de la cellule ne peut être mesurée qu'indirectement.

CHAPITRE III

VARIATIONS DE LA PERMÉABILITÉ

Semi-perméabilité restreinte. — Dans le chapitre précédent, nous avons toujours supposé que la membrane protoplasmique était semi-perméable, c'est-à-dire complètement imperméable aux substances dissoutes. On a cependant le droit de penser qu'il n'en est pas ainsi. Si les substances dissoutes étaient arrêtées par les membranes protoplasmiques, comment seraient-elles entrées dans les cellules? comment en sortiraient-elles pour être employées dans d'autres parties de la plante? On sait en effet que dans une Betterave, par exemple, le sucre se forme dans les cellules de la feuille, puis va s'emmagasiner dans les cellules de la racine, et de là, pendant la seconde année, remonte par la tige jusqu'aux fleurs. En admettant même que la circulation se fasse surtout par les vaisseaux, le sucre n'en devrait pas moins, au cours de son évolution, traverser à plusieurs reprises des membranes protoplasmiques. Une certaine perméabilité est donc nécessaire.

On peut démontrer d'une façon plus directe la perméabilité du protoplasma par l'usage des matières colorantes. Certaines d'entre elles peuvent être absorbées par le protoplasma qu'elles colorent. Le brun d'aniline, le bleu de méthylène, en solution aqueuse très étendue, peuvent ainsi traverser les membranes protoplasmiques. Il n'en résulte pas, bien entendu, que ces membranes sont perméables pour toutes les substances dissoutes; il suffit qu'elles le soient dans quelques cas pour qu'on puisse dire que leur semi-perméabilité n'est pas complète.

On peut encore mettre en évidence d'une autre façon la perméabilité relative du protoplasma. Supposons qu'on ait obtenu la plasmolyse d'une cellule en la plongeant dans une solution de nitrate de potassium. Si on l'observe pendant quelque temps, il n'est pas rare de voir la masse protoplasmique rétractée reprendre peu à peu son volume primitif et la plasmolyse disparaître. On ne peut expliquer cette régression de la plasmolyse qu'en admettant que le nitrate de potassium, en pénétrant dans la cellule, a augmenté le pouvoir osmotique du suc cellulaire ; il en est résulté l'absorption d'une certaine quantité d'eau qui a rétabli la turgescence de la cellule.

L'état de plasmolyse n'est stable que pour les cellules à protoplasma tout à fait semi-perméable pour la substance plasmolysante ; les membranes qui laissent, si peu que ce soit, passer les substances dissoutes ne donnent lieu qu'à des états instables. C'est la même différence, et explicable de la même façon, que nous avons observée entre l'osmomètre de Pfeffer qui conserve indéfiniment la pression une fois acquise et l'osmomètre de Dutrochet dont la pression redevient nulle après avoir passé par un maximum.

Cellules semi-perméables. — Il n'y a pas à proprement parler de cellules à protoplasma complète-

ment semi-perméable, c'est-à-dire s'opposant d'une façon absolue au passage des substances dissoutes. Il y a seulement des cellules relativement semi-perméables, c'est-à-dire ne laissant passer les substances dissoutes qu'avec une extrême lenteur, et ce sont celles-là qu'on appelle semi-perméables.

On peut apprécier le degré de semi-perméabilité d'une cellule en essayant de la plasmolyser. Si la plasmolyse se produit et se maintient, c'est que le protoplasma est semi-perméable; si, après s'être produite, elle régresse plus ou moins vite, la semi-perméabilité n'est que partielle; enfin s'il n'y a pas de plasmolyse, on peut en général en conclure que le protoplasma est perméable.

Pour les plantes aquatiques, une certaine semi-perméabilité est nécessaire, au moins dans les cellules superficielles; si en effet les substances dissoutes n'étaient pas retenues par le protoplasma, les cellules perdraient rapidement les matières organiques telles que le sucre qu'elles ont élaborées et qui sont pour elles des aliments indispensables.

Si les plantes aquatiques ont intérêt à retenir les matières organiques, elles ont besoin d'absorber des sels minéraux, et l'on sait qu'elles renferment une très forte proportion de cendres. Ces deux nécessités opposées peuvent être conciliées d'une façon suffisante parce que les membranes protoplasmiques laissent passer plus facilement les sels et notamment les chlorures et les nitrates que les matières organiques. C'est là d'ailleurs une adaptation générale qu'on retrouve également chez les plantes terrestres; et c'est peut-être une raison pour laquelle les plantes vertes se nourrissent si difficilement avec des matières organiques.

Les organes de réserve qui doivent conserver des matières solubles pendant la période de vie ralentie

ont ordinairement leur protoplasma semi-perméable ; on sait que le parenchyme des tubercules de Betterave est particulièrement favorable aux expériences de plasmolyse. Dans ce cas encore, la semi-perméabilité est utile en empêchant la diffusion des réserves ; elle n'a aucun inconvénient, car, pendant la période de vie ralentie, les échanges de matières dissoutes avec le milieu extérieur sont inutiles.

Les cellules épidermiques des feuilles et en particulier celles des poils ont presque toujours des parois semi-perméables. Dans ce cas, nous verrons un peu plus loin (Ch. X) que la semi-perméabilité est en relation avec une adaptation d'un autre ordre. Les membranes semi-perméables, en même temps qu'elles retiennent les substances dissoutes, ne laissent en effet échapper que très lentement l'eau du suc cellulaire. On doit donc s'attendre à trouver la semi-perméabilité dans les cellules qui par leur situation sont le plus exposées à la dessiccation et ont par conséquent le plus besoin de retenir l'eau qu'elles renferment.

Influence de l'âge. — Une même cellule peut être plus ou moins semi-perméable suivant son âge. En général, les cellules très jeunes sont d'abord perméables, puis les membranes protoplasmiques atteignent un certain degré de semi-perméabilité ; enfin la perméabilité augmente pendant la période de dégénérescence.

Ces variations sont particulièrement nettes dans les organes de réserve. Dans un bulbe de Tulipe en formation, par exemple, le protoplasma est perméable ; pendant la vie ralentie, il est presque complètement semi-perméable ; il redevient perméable pendant la digestion des réserves.

On comprend l'utilité de ces changements. Il est bon que les cellules soient perméables pendant la for-

mation du bulbe, pour que les réserves puissent y entrer, et pendant la période de digestion, pour qu'elles puissent en sortir. Lorsque la vie est ralentie au contraire, il y a tout intérêt à ce que les réserves soient retenues.

Dans tous les méristèmes, soit au sommet des tiges ou des racines, soit dans la zone génératrice des formations secondaires, le protoplasma est perméable ; sans cela, les cellules en voie de formation rapide ne pourraient recevoir les matériaux qui leur sont nécessaires. Lorsque la multiplication des cellules se ralentit, comme en hiver, la perméabilité diminue.

Il arrive quelquefois que, dans une même cellule, la membrane protoplasmique qui est au contact de la vacuole et celle qui est appliquée contre la paroi de cellulose ont des degrés divers de perméabilité. Si l'on fait des essais de plasmolyse sur un bulbe âgé de Tulipe, on voit que dans beaucoup de cellules il n'y a pas plasmolyse, en ce sens que le protoplasma ne se détache pas de la membrane de cellulose ; mais on voit la vacuole centrale se contracter. C'est que la solution plasmolysante a pénétré dans le protoplasma à travers la membrane extérieure perméable, mais a été arrêtée par la membrane intérieure semi-perméable. Comme dans le cas de la plasmolyse normale, l'eau est sortie de la vacuole ; mais, en se contractant, la vacuole n'a pas entraîné le protoplasma qui est resté appliqué contre la paroi de cellulose. Ce fait, qui se reproduit également dans d'autres cas, a donné lieu à cette opinion que la vacuole avait une individualité propre indépendante du protoplasma.

La perméabilité des membranes protoplasmiques est donc très variable ; la semi-perméabilité est une limite qui n'est presque jamais atteinte et qui ne peut l'être que temporairement. Le degré de perméabilité

est en rapport avec la fonction que chaque cellule remplit.

Influence de la température. — La perméabilité d'une membrane à un état donné peut être modifiée par les conditions extérieures. Il résulte des expériences de van Rysselberghe qu'une élévation de température augmente la perméabilité. La démonstration peut être faite avec les cellules épidermiques de *Tradescantia discolor* dont le protoplasma est imperméable pour le saccharose et plus ou moins perméable pour le nitrate de potassium.

On plasmolyse les cellules, avec une solution renfermant environ 10 % de saccharose, dans un appareil spécial qui permet de suivre l'opération au microscope tout en maintenant la température constante. Il est possible de mesurer ainsi le temps nécessaire pour que la plasmolyse soit complète; l'équilibre est atteint lorsque la vacuole entourée du protoplasma a cessé de se contracter. La solution de saccharose est alors remplacée par une solution isotonique de nitrate de potassium à la même température. Le nitrate traverse le protoplasma, augmente le pouvoir osmotique du suc cellulaire et provoque ainsi la déplasmolyse de la cellule qui reprend son aspect primitif. On note le temps nécessaire à la disparition complète de la plasmolyse.

La plasmolyse cessera d'autant plus vite que le nitrate pénétrera plus rapidement dans la vacuole, et la pénétration sera d'autant plus rapide que le protoplasma sera plus perméable. On peut donc admettre que la perméabilité sera inversement proportionnelle au temps nécessaire pour faire cesser la plasmolyse.

Ceci posé, on fait l'expérience à diverses températures à partir de 0°, on note les temps nécessaires à la déplasmolyse et, en prenant les rapports inverses

des temps, on obtient des nombres qui donnent la mesure de la perméabilité pour chaque température, la perméabilité à 0° étant prise pour unité. Le résultat est le suivant :

température	temps	perméabilité
0°	60 heures	1
6°	33 —	1.8
12°	12 — 30	4.4
16°	10 —	6.0
20°	8 —	7 3

On voit que, jusqu'à 20°, la perméabilité du protoplasma pour le nitrate de potassium augmente très vite. Les expériences faites avec la glycérine et l'urée ont donné les mêmes résultats.

Influence de la lumière. — La lumière, comme la chaleur, augmente la perméabilité du protoplasma. Lepeschkin l'a montré avec les renflements moteurs des feuilles de Haricot, particulièrement sensibles à l'action de la lumière. Des feuilles de Haricot, aussi comparables que possible, sont récoltées et divisées en deux lots. Les renflements du premier lot sont séparés des folioles et lavés dans de l'eau, puis placés à la lumière dans l'eau distillée ; les renflements du second lot sont traités de la même façon, mais à l'obscurité. Sept heures après, on retire les renflements de l'eau, on les dessèche avec du papier buvard et on les pèse ; d'autre part, on évapore à 115° l'eau où ils ont macéré et on pèse le résidu solide sorti des cellules grâce à la perméabilité du protoplasma. On constate que ce résidu est beaucoup plus fort à la lumière qu'à l'obscurité : environ 0, 55 % du poids des renflements à la lumière, et 0,34 % à l'obscurité. La température étant la même dans les deux cas, on a le droit d'en conclure que la lumière augmente la perméabilité du protoplasma.

On peut arriver à la même conclusion par une expérience très simple. Des feuilles d'Elodea, plongées dans une solution très étendue d'éosine, sont exposées, les unes à la lumière solaire à 31°, les autres à une lumière diffuse très faible dans une étuve à 33°. Au bout de deux heures environ, le protoplasma est coloré en rouge dans presque toutes les cellules exposées au soleil, tandis qu'il est complètement incolore dans les cellules maintenues à la lumière diffuse. La lumière solaire a donc augmenté la perméabilité du protoplasma.

Le protoplasma réagit vis-à-vis de la lumière et surtout de la lumière solaire en devenant plus perméable. La lumière, comme la chaleur, détermine une sorte de relâchement du protoplasma, d'élargissement des pores de la membrane. Nous verrons, dans l'étude de la transpiration, le rôle très important de cette propriété.

Perméabilité pour l'eau. — Jusqu'à présent, nous ne nous sommes occupés que des variations de la perméabilité pour les matières dissoutes. On peut rechercher si la perméabilité pour l'eau ne varie pas en même temps et sous l'action des mêmes circonstances. Lepeschkin a étudié à ce point de vue l'action de la chaleur sur les cellules épidermiques des feuilles de Tradescantia.

Les cellules sont plasmolysées, soit avec du nitrate de potassium à 2 0/0 environ, soit avec du saccharose, dans une petite cuve qui permet de les observer au microscope tout en maintenant la température constante. On mesure ainsi le temps nécessaire pour que la plasmolyse soit complète. La plasmolyse étant déterminée par la sortie de l'eau à travers la membrane protoplasmique, on peut admettre qu'elle sera d'autant plus rapide que le protoplasma est plus perméable à l'eau. Dans deux expériences faites à

des températures différentes, la perméabilité sera donc inversement proportionnelle au temps nécessaire pour amener la plasmolyse complète.

Une seconde méthode, fondée sur le même principe, mais en quelque sorte inverse de la précédente, consiste à mettre dans l'eau pure une cellule déjà plasmolysée et à mesurer le temps nécessaire pour que la turgescence soit rétablie. Dans cette expérience, l'eau rentre dans la vacuole à travers le protoplasma, au lieu d'en sortir comme dans le cas de la plasmolyse.

Les deux méthodes donnent des résultats à peu près identiques; j'indiquerai seulement ceux de la première. Le tableau suivant montre, pour chaque température, le temps nécessaire pour que la plasmolyse soit complète dans le nitrate de potassium; la perméabilité est mesurée par le rapport inverse des temps en prenant pour unité la perméabilité à 0°.

température	temps	perméabilité
0°	3 h. 15	1
6°	1 h. 35	2.0
16°	0 h. 38	5.1
20°	0 h. 30	6.5
25°	0 h. 27	7.2
30°	0 h. 24	8.1

La perméabilité varie donc sous l'influence de la température à peu près de la même façon pour l'eau que pour les substances dissoutes. Les choses se passent comme si une élévation de température élargissait les pores des membranes protoplasmiques et permettait ainsi une circulation plus rapide.

Nous admettrons, en généralisant ces résultats, que toutes les circonstances, qui augmentent ou diminuent la perméabilité pour les substances dissoutes, augmentent ou diminuent de la même façon la perméabilité pour l'eau et réciproquement.

Semi-perméabilité et perméabilité. — La perméabilité de la membrane protoplasmique, comme toutes les propriétés qui caractérisent la matière vivante, est donc très variable; elle est sous la dépendance des conditions extérieures, change avec l'organe que l'on considère ou l'âge des cellules, et a des valeurs très différentes suivant les espèces.

La semi-perméabilité complète qui s'oppose au passage des substances dissoutes est une limite qui n'est presque jamais atteinte; tout au plus certaines cellules épidermiques ou à l'état de vie ralentie s'en rapprochent-elles. D'autre part, on ne trouve guère de protoplasma vivant tout à fait perméable c'est-à-dire tel que les solutions le traversent suivant les lois de la diffusion et de la pesanteur, comme un simple papier-filtre. Au point de vue de la filtration des liquides, les propriétés du protoplasma sont toujours intermédiaires entre la semi-perméabilité qui arrête les substances dissoutes et la perméabilité qui laisse tout passer avec la même vitesse.

On comprend que c'est là une nécessité physiologique. La semi-perméabilité complète, en rendant impossible aussi bien l'absorption que les échanges de cellule à cellule, ne saurait convenir qu'à la vie ralentie et empêcherait toute nutrition, toute croissance. D'autre part, avec un protoplasma qui laisserait échapper les substances dissoutes en même temps que l'eau, suivant les lois de la diffusion, la vie ne serait possible que dans des conditions très particulières. Dans un milieu aquatique par exemple, une cellule ne pourrait conserver que des matières solides ou tout au moins à l'état colloïdal.

Nous allons voir, dans les chapitres qui suivent, comment le bon fonctionnement des organes est assuré par un degré convenable de la perméabilité des membranes protoplasmiques.

BIBLIOGRAPHIE DES CHAP. I, II, III

DASTRE. — *Osmose.* (Dans le t. I de la Physique biologique de d'Arsonval; renferme l'historique et la bibliographie.)

LEPESCHKIN. — *Ueber die Permeabilitats bestimmung der Plasma Membran für gelöste Stoffe.* (Berichte der deutschen Bot. Ges. t. XXVII, 1909.)

LEPESCHKIN. — *Zur Kenntniss der Mechanismus der photonastichen Variationsbewegungen.* (Beihefte zum botanischen Centralblatt, t. XXIV, 1909.)

PFEFFER. — *Osmot. Untersuchungen,* 1877.

PFEFFER. — *Zur Kenntniss d. Plasmahaut und d. Vacuolen,* 1890.

VAN RISSELBERGHE. — *Influence de la température sur la perméabilité du protoplasma vivant.* (Ac. roy. de Belgique, 1901.)

VAN RISSELBERGHE. — *Réaction osmotique des cellules végétales à la concentration du milieu.* Bruxelles 1899.

TRAUBE. — *Archiv. für Anatomie und Physiologie,* 1867.

DE VRIES. — *Eine Method zur Analyse der Turgorkraft.* (Jahrb. für wissensch. Botanik, 1884, t. XIV.)

CHAPITRE IV

ABSORPTION

Structure des racines jeunes. — L'absorption se fait presque exclusivement par la région voisine de l'extrémité des jeunes racines. A quelques millimètres du sommet, et sur une longueur variable mais qui dépasse rarement 3 ou 4 centimètres, on voit plus ou moins nettement, tout autour de la racine, comme un manchon de poils très fins ; ce sont les poils absorbants, dont la fonction est d'emprunter au sol les liquides nécessaires à la vie de la plante. Si l'on examine une coupe (fig. 6) faite dans le sens de la longueur de la racine, on voit que les poils absorbants ne sont autre chose que les cellules périphériques de la racine ; ils sont formés par une membrane de cellulose entourant le protoplasma et la vacuole centrale, comme dans une cellule vivante ordinaire.

A l'intérieur de l'assise pilifère, se trouvent les cellules de l'écorce *c;* on sait que l'assise la plus interne de l'écorce ou endoderme, *end*, a une structure spéciale. Sur les faces radiales de chaque cellule, et

suivant un cadre continu, la paroi est plissée et subérisée, c'est-à-dire transformée en une matière analogue au liège; et les cadres de deux cellules voisines se correspondent de façon à former une ceinture continue tout autour de la racine. En suivant les parois, on ne peut donc passer de l'écorce au cylindre

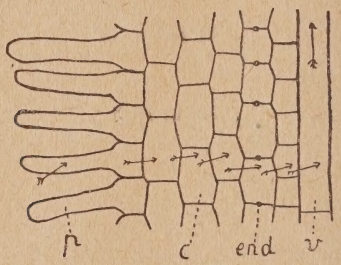


Fig. 6. — Coupe longitudinale dans une jeune racine; *p*, poil absorbant; *c*, cellules de l'écorce; *end*, endoderme; *v*, vaisseau.

central qui est à l'intérieur de l'endoderme qu'en traversant un cadre subérisé.

Après l'endoderme, se trouvent encore une ou plusieurs assises de cellules parenchymateuses, puis viennent les vaisseaux du bois *v* destinés à conduire la sève vers les parties supérieures de la plante. Ce sont des tubes ne renfermant plus de protoplasma et généralement remplis d'un liquide clair.

Tandis que les poils absorbants et les cellules parenchymateuses, y compris l'endoderme, sont des éléments vivants où la membrane de cellulose est doublée intérieurement d'une couche protoplasmique plus ou moins semi-perméable et entourant une vacuole, les vaisseaux du bois sont des éléments morts limités par une membrane perméable.

Nous allons voir par quel mécanisme l'eau chargée

de sels passe du milieu extérieur dans les poils absorbants et de là, par l'intermédiaire des cellules parenchymateuses, jusque dans les vaisseaux du bois qui la distribueront dans toute la plante.

Absorption de l'eau. — L'absorption d'eau ne fait pas de doute; l'eau d'un vase où plongent les racines d'une plante diminue rapidement, même si on la préserve de l'évaporation, et surtout si les feuilles sont exposées au soleil. Il est facile de rattacher ce fait aux propriétés osmotiques des cellules.

Soit p le pouvoir osmotique du liquide dans lequel sont placées les racines, p_1, p_2, p_3, p_n les pouvoirs osmotiques respectifs d'un poil absorbant et des cellules que l'on rencontre en allant du poil absorbant vers le vaisseau du bois v, et t_1, t_2, t_3, t_n les turgescences de ces mêmes cellules. Voyons quelles seront les conditions de l'absorption de l'eau.

Il est d'abord indispensable que le pouvoir osmotique p du liquide extérieur soit plus faible que le pouvoir osmotique p_1 du suc cellulaire du poil ; sans cela, c'est l'eau du suc cellulaire qui serait attirée par le liquide extérieur et sortirait du poil.

Supposons donc $p < p_1$; d'après ce que nous savons sur la turgescence des cellules, l'eau du liquide extérieur entrera dans le poil jusqu'à ce que

$$t_1 = p_1 - p, \text{ ou } p_1 - t_1 = p.$$

A ce moment, il y aura équilibre et il n'y aura pas plus de raison pour que l'eau entre dans la cellule que pour qu'elle en sorte. La quantité d'eau absorbée sera donc d'autant plus grande que p_1 sera plus grand et p plus petit.

L'équilibre osmotique entre le poil et la cellule voisine sera établi lorsque les forces qui attirent l'eau dans le poil à travers la cloison mitoyenne

seront égales à celles qui l'attirent dans la cellule, c'est-à-dire lorsque

$$p_1 + t_2 = p_2 + t_1, \text{ ou } p_2 - t_2 = p_1 - t_1.$$

On aura de même :

$$p_n - t_n = p_3 - t_3 = p_2 - t_2 = p_1 - t_1 = p.$$

Voyons maintenant les conditions d'équilibre entre le vaisseau v et la cellule voisine qui a un pouvoir osmotique p_n et une turgescence t_n. Si p_1 est le pouvoir osmotique du liquide renfermé dans le vaisseau et h la pression exercée sur les parois de ce vaisseau, il y aura équilibre lorsque

$$p_n + h = t_n + p', \text{ ou } p_n - t_n = p' - h = p.$$

L'eau passera donc de l'extérieur dans le vaisseau à travers les cellules vivantes jusqu'à ce qu'elle ait acquis dans le vaisseau une pression h telle que

$$h = p' - p.$$

La pression à l'intérieur des vaisseaux est donc indépendante du pouvoir osmotique des cellules intermédiaires; elle est d'autant plus grande que le pouvoir osmotique du liquide intérieur est plus grand et que le pouvoir osmotique du liquide extérieur est plus faible. Au point de vue de l'absorption, l'eau pure est le milieu le plus avantageux, et l'on comprend que fort peu de plantes puissent s'accommoder de l'eau de mer dont le pouvoir osmotique est considérable. On comprend d'autre part que les variations de température, en modifiant le pouvoir osmotique des racines, aient une influence sur l'absorption de l'eau. Un abaissement de la température des racines, en ralentissant l'absorption, peut déterminer la flétrissure des feuilles.

En somme, un vaisseau est comparable à un osmomètre de Pfeffer qui serait plongé dans le liquide extérieur à la racine et où la membrane semi-perméable serait représentée par l'ensemble des tissus vivants qui l'entourent. L'absorption de l'eau est ainsi ramenée à un phénomène d'osmose soumis aux lois générales de la physique.

Les mouvements de l'eau dépendent néanmoins de conditions plus nombreuses dans les racines où l'absorption est continue que dans un osmomètre où s'établit un état d'équilibre définitif. Dans la racine, l'état d'équilibre, s'il est atteint, n'est que provisoire, parce que, grâce à un mécanisme que nous étudierons plus tard, l'eau est employée au fur et à mesure de son absorption ; la pression est ainsi diminuée dans les vaisseaux et dans les cellules, et les conditions sont maintenues favorables à l'entrée de l'eau.

Rôle de l'endoderme. — En même temps que l'eau, les racines absorbent certains sels indispensables aux plantes, des nitrates, des phosphates, des chlorures, des sulfates. La semi-perméabilité du protoplasma, qui n'est pas un obstacle au passage de l'eau, rend difficile à expliquer l'absorption des substances dissoutes. Aussi s'est-on demandé si les sels ne pénétraient pas dans la racine par l'épaisseur des membranes qui, depuis les poils absorbants jusqu'aux vaisseaux, s'imprégneraient de proche en proche des solutions dans lesquelles plonge la racine.

Pour résoudre cette question, il faut employer des sels qui ne soient pas toxiques et dont la présence puisse être facilement décelée. De Rufz de Lavison s'est servi d'une solution de sulfate de fer très diluée à 1/280.000; il y plonge des racines intactes de Pois et les y laisse pendant 24 heures; puis, il fait dans la région pilifère, des coupes qu'il traite par le ferrocyanure de potassium. Partout où le sulfate de

fer a pénétré, il se forme un précipité noir de ferrocyanure de fer. On constate ainsi (fig. 7) que toutes les membranes des poils absorbants et de l'écorce jusqu'aux cadres subérisés de l'endoderme sont colorées en noir. Le sulfate de fer a donc pénétré par l'épaisseur des membranes, mais il a été arrêté par l'imperméabilité des parties subérisées de l'endoderme *end.*

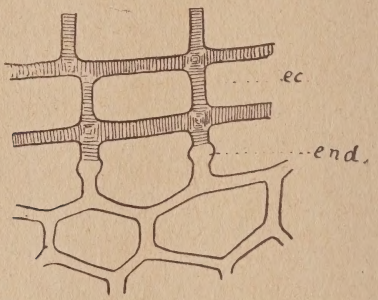


Fig. 7. — *e c*, cellules de l'écorce ; *end*, partie subérisée des parois de l'endoderme.

D'autre part, on ne trouve pas trace de sulfate de fer à l'intérieur des cellules ; ce sel ne peut donc pénétrer jusqu'aux vaisseaux ni par les membranes de cellulose à cause des cadres subérisés de l'endoderme, ni par la cavité des cellules à cause de la semi-perméabilité des membranes protoplasmiques.

Si l'on répète l'expérience en remplaçant le sulfate de fer par le sulfocyanure d'ammonium dont la présence peut être décelée avec le perchlorure de fer et l'ammoniaque, on constate que ce sel a imprégné les membranes de la même façon que le sulfate de fer, mais qu'en même temps il a pénétré à l'intérieur des cellules et jusqu'aux vaisseaux.

La conclusion de ces expériences est qu'un sel ne

peut arriver dans le bois de la racine que s'il traverse le protoplasma. La pénétration par les membranes est arrêtée par l'endoderme. En fait, la plupart des sels utiles, tels que les nitrates ou les chlorures, traversent le protoplasma et sont ainsi absorbables.

L'assise pilifère est transitoire ; dans la plupart des plantes, elle se flétrit et disparaît à quelques centimètres du sommet de la racine. Les membranes de l'assise qui est en dessous et qui devient l'assise périphérique se transforment alors plus ou moins complètement en liège et deviennent imperméables pour les corps dissous. Dans la région où cette transformation s'est opérée, les sels ne sont donc pas absorbés, même s'ils peuvent traverser le protoplasma ; ils sont arrêtés par l'assise subéreuse périphérique. Dans les racines plus âgées, où il s'est formé une couche de liège secondaire, l'absorption est encore rendue plus difficile. On s'explique ainsi pourquoi la partie pilifère de la racine a une si grande importance dans la nutrition de la plante ; c'est par elle seulement que les sels peuvent être normalement absorbés.

Une semi-perméabilité partielle préserve la plante de deux excès qui lui seraient également nuisibles : 1° la semi-perméabilité absolue qui empêcherait l'alimentation minérale ; 2° la perméabilité complète qui laisserait sortir toutes les substances dissoutes. Les cadres subérisés de l'endoderme sont une barrière supplémentaire qui vient renforcer la semi-perméabilité restreinte du protoplasma.

Les propriétés différentes des membranes protoplasmiques vis-à-vis des diverses substances dissoutes permettent à la plante d'absorber les unes et de laisser les autres. Il y a là en apparence une sorte de choix ; mais le mot choix est impropre puisque le phénomène est déterminé une fois pour toutes. D'ailleurs, les

substances arrêtées ne sont pas toujours nuisibles et celles qui entrent ne sont pas toujours utiles.

Dans les expériences sur l'absorption, on suppose les racines intactes; si elles étaient sectionnées, les solutions entreraient telles quelles par l'ouverture des vaisseaux. Il n'y aurait plus alors absorption au sens physiologique du mot; la racine s'imprégnerait de liquide à la manière d'une éponge.

Absorption et circulation des substances dissoutes. — On doit à ce point de vue distinguer les substances dissoutes en deux catégories, suivant qu'elles traversent ou ne traversent pas les membranes protoplasmiques. Il est impossible de dire *à priori* quels sont les composés qui font partie de la première ou de la seconde catégorie, d'autant plus que les membranes protoplasmiques n'ont pas toutes les mêmes propriétés et qu'une même membrane peut être plus ou moins perméable suivant les circonstances. En général, les sels tels que les chlorures et les nitrates qui sont les aliments ordinaires des plantes traversent les membranes protoplasmiques; les matières organiques telles que les sucres ne les traversent que rarement.

Les substances qui ne traversent pas les membranes protoplasmiques ne circulent que par l'épaisseur des membranes et sont arrêtées par les parties subérisées de l'endoderme; elles n'arrivent pas jusqu'aux vaisseaux du bois et ne peuvent donc pas normalement servir d'aliment.

Il en est tout autrement des sels qui peuvent traverser le protoplasma. Supposons une racine plongée dans une solution d'un de ces sels. Si la concentration est moindre dans le suc cellulaire du poil absorbant que dans le milieu extérieur, le sel sera absorbé jusqu'à ce que la concentration soit la même des deux côtés de la membrane protoplasmique. Puis, et par

le même mécanisme, le sel passera dans la cellule voisine si la concentration y est moindre. Les vacuoles de deux cellules contiguës sont en effet séparées par deux membranes protoplasmiques comprenant entre elles la membrane de cellulose mitoyenne; cet ensemble équivaut à une paroi qui laisse passer les sels dissous. Le sel absorbé cheminera ainsi de cellule à cellule, sans être arrêté par l'endoderme, et arrivera jusqu'aux vaisseaux du bois. Le passage de la dernière cellule au vaisseau est soumis aux mêmes conditions que le passage d'une cellule à la cellule voisine, le sel a seulement à traverser une seule membrane protoplasmique au lieu de deux.

Un sel passe donc du milieu extérieur dans la cavité des vaisseaux en se dirigeant toujours du côté où la concentration est moindre. Si l'égalité de concentration était atteinte, l'absorption cesserait; mais dans les conditions ordinaires de la végétation, elle ne l'est pas, ou du moins très rarement, car les sels, une fois absorbés, sont entraînés dans les diverses parties de la plante et utilisés en passant dans des combinaisons insolubles ou tout au moins colloïdales. La concentration, qui tend à augmenter par le fait de l'absorption, tend à diminuer par le fait de l'assimilation. Les conditions favorables à l'absorption subsistent donc.

On comprend que de cette façon l'absorption d'un sel par les racines continue jusqu'à épuisement complet du milieu extérieur. Si faible que soit la concentration à l'extérieur, le sel passera toujours dans le poil absorbant si la concentration y est devenue nulle par suite de l'assimilation. Les plantes peuvent ainsi se nourrir de sels qui ne se trouvent dans le sol qu'à des doses infinitésimales.

Indépendance de l'absorption de l'eau et des sels. — Il résulte implicitement de ce qui vient d'être

dit que l'eau entre dans les racines indépendamment des sels et les sels indépendamment les uns des autres. L'expérience avait fait connaître ce résultat bien avant que l'on connût les lois de l'osmose. De Saussure a étudié l'absorption de l'eau et des sels sur un pied de Persicaire cultivé dans une solution renfermant du chlorure de potassium, du chlorhydrate d'ammoniaque et du nitrate de calcium. Cette solution était réduite à la moitié de son volume par suite de l'absorption d'eau par les racines alors qu'il ne manquait que 14 % de chlorure de potassium, 12 % de chlorhydrate d'ammoniaque et 4 % de nitrate de calcium. L'eau avait donc été absorbée en plus forte proportion que les sels. Dans d'autres cas, c'est l'inverse qui se produit et les sels sont absorbés en plus forte proportion que l'eau. Ces résultats sont faciles à expliquer.

Supposons en effet un poil absorbant, avec un pouvoir osmotique p_1 et une turgescence t_1, plongé dans une solution de pouvoir osmotique p. Nous savons que l'équilibre est établi et que l'absorption d'eau cesse lorsque $t_1 = p_1 - p$; si $t_1 < p_1 - p$, l'eau entre. Que se passe-t-il alors au point de vue de l'absorption des sels? Si un sel tel que le chlorure de sodium se trouve dans la solution extérieure et dans le suc cellulaire avec la même concentration, il n'est pas absorbé bien que l'eau le soit, car le passage d'un sel donné à travers une membrane perméable dépend uniquement de la concentration de ce sel des deux côtés de la membrane.

Le cas inverse est normalement réalisé par les plantes aquatiques. Les cellules sont constamment saturées d'eau et on a $t_1 = p_1 - p$; il n'y a donc pas absorption d'eau. Mais supposons qu'un sel se trouve dans le milieu extérieur avec une concentration plus grande que dans le suc cellulaire; il pénétrera dans

les cellules. Il y aura absorption de sel bien qu'il n'y ait pas absorption d'eau.

Il est facile de montrer dans quelles circonstances un sel est absorbé sans qu'un autre sel de la même solution le soit. Supposons une racine plongée dans une solution de chlorure de sodium et de sulfate de potassium. Admettons de plus que le suc cellulaire renferme du chlorure de sodium à la même concentration que le milieu extérieur et du sulfate de potassium à une concentration moindre ; il y aura absorption de sulfate et non de chlorure. Le soi-disant choix des racines est donc simplement déterminé par les lois de l'osmose et de la diffusion.

Ces faits, très simples et en quelque sorte nécessaires, si on tient compte des lois établies en physique, ont été longtemps méconnus. On pensait, et cette opinion est encore exprimée dans quelques ouvrages classiques, que les plantes se comportent comme une éponge, absorbant les solutions telles qu'elles se présentent. Lorsque l'expérience montrait une inégalité dans l'absorption des sels, on était tenté de considérer ce fait comme une conséquence de propriétés vitales obscures du protoplasma en vertu desquelles les choses se passent toujours conformément à l'intérêt de la plante. L'extension des propriétés physiques des membranes perméables et semi-perméables au protoplasma vivant a permis de ramener à des lois très simples tous les phénomènes observés.

Accumulation de substances dans les cellules. — C'est ainsi qu'on a expliqué comment des corps très peu abondants dans le milieu extérieur pouvaient s'accumuler en quantité considérable dans les cellules vivantes. Une expérience très simple montre par quel mécanisme la chose est possible. Supposons une cellule artificielle formée par un tube

court fermé à ses deux extrémités par une membrane perméable de parchemin, et remplie d'une solution colloïdale de tanin. Si on la plonge dans une solution de chlorure de sodium, ce sel traverse la membrane jusqu'à ce que l'égalité de concentration soit établie à l'intérieur et à l'extérieur de la cellule. L'équilibre sera alors réalisé.

Mais si la cellule est mise dans une solution de protochlorure de fer, les choses se passent tout autrement. Dès que le chlorure a traversé la membrane, il forme avec le tanin une encre colloïdale ; il cesse ainsi d'être à l'état de solution et son pouvoir osmotique reste nul à l'intérieur de la cellule. Les raisons qui ont déterminé l'absorption du protochlorure de fer subsisteront donc jusqu'à épuisement du milieu extérieur ; le sel ira s'accumuler en totalité dans la cellule par ce seul fait qu'une fois absorbé il passe à l'état insoluble ou colloïdal.

Le même phénomène peut se produire dans une cellule vivante, et par le même mécanisme. Disposons des Lentilles d'eau de façon à ce que leurs racines soient dans une solution très étendue de bleu de méthylène, à 0,001 °/₀ par exemple; cette matière pénétrera dans les racines et y acquerra une concentration beaucoup plus forte que dans le liquide extérieur, parce que, une fois arrivée dans le suc cellulaire, elle y forme une combinaison insoluble.

Les plantes marines sont un excellent exemple de l'accumulation possible de certaines substances dans les cellules vivantes. L'eau de mer renferme beaucoup de chlorure de sodium, et cependant les varechs n'en contiennent pas énormément. C'est parce que le chlorure de sodium, restant à l'état soluble dans les cellules, cesse d'y entrer lorsqu'il y a acquis une concentration égale à celle du milieu extérieur. L'iode au contraire est très peu abondant dans la mer, et

cependant les varechs en contiennent assez pour qu'on puisse l'en extraire facilement. C'est parce qu'une fois dans la cellule l'iode y forme des combinaisons insolubles, sa tension y est donc toujours nulle et par conséquent moindre que dans le milieu extérieur. Il n'y a pas de raison pour que l'absorption s'arrête

On s'explique ainsi pourquoi les plantes semblent faire un choix parmi les sels qui leur sont offerts. Un sel inutile, et qui une fois absorbé reste sans modification à l'état dissous, cesse d'être absorbé dès qu'il a acquis dans le suc cellulaire la même concentration qu'à l'extérieur. Au contraire, un sel utile, qui est employé à la formation de la matière vivante et passe à l'état colloïdal ou insoluble, est extrait du liquide extérieur aussi longtemps qu'il y existe.

Il n'est cependant pas nécessaire qu'un sel soit assimilable pour être absorbé d'une façon indéfinie; il suffit qu'il soit précipité sous une forme quelconque et par conséquent maintenu à une tension nulle dans le suc cellulaire. C'est ainsi que les sels de chaux sont absorbés bien au delà des besoins de la plante s'ils rencontrent dans la cellule de l'acide oxalique qui précipite la chaux à l'état d'oxalate.

Un corps ne peut donc s'accumuler dans une cellule qu'à condition de changer d'état et de passer de l'état soluble où il se trouvait dans le milieu extérieur à l'état insoluble; et alors l'accumulation se produit quelque faible que soit la proportion où ce corps se trouve à l'extérieur de la racine.

En somme, pour qu'un sel dissous dans le liquide extérieur à la racine passe dans les cellules, il est nécessaire et suffisant : 1°, qu'il puisse traverser les membranes protoplasmiques; 2°, qu'il ait dans le suc cellulaire une concentration moindre qu'à l'extérieur. Ces conditions, on le voit, sont indépendantes de l'uti-

lité, de l'inutilité ou même de la nocivité du sel ; la seconde il est vrai est plus facilement réalisée par le fait que le sel est utilisé, mais elle le serait de la même façon s'il était précipité sans profit pour la plante. L'absorption des sels est donc déterminée d'une façon immédiate par les conditions physiques relatives à la perméabilité des membranes.

CHAPITRE V

CIRCULATION

Nous avons vu comment l'eau et les sels dissous sont absorbés par la racine et pénètrent jusque dans les vaisseaux du bois. Nous allons rechercher maintenant par quel mécanisme l'eau circule dans toute la plante et monte jusqu'à l'extrémité des rameaux les plus élevés. C'est là un problème qui a de tout temps préoccupé les physiologistes.

Les expériences les plus simples montrent que l'eau puisée par les racines est évaporée à la surface des feuilles situées quelquefois à plus de cinquante mètres au-dessus du sol. Il a donc fallu que l'eau soit soulevée à cette hauteur, ce qui paraît exiger une force considérable. Pour résoudre la question de la circulation, il faut déterminer la voie que suit la sève pour aller de l'extrémité des racines jusqu'aux feuilles, et connaître ensuite les forces en vertu desquelles elle effectue ce parcours. Il est d'abord nécessaire de se rendre compte de la structure de la tige.

Structure de la tige. — On sait que la tige d'un arbre se compose de deux parties. A l'extérieur se

trouve l'écorce relativement molle et à l'intérieur le bois beaucoup plus dur. Le bois de la plupart des arbres comprend trois sortes d'éléments : les *cellules vivantes* renfermant du protoplasma avec une vacuole centrale, les *fibres* à parois très épaisses et à cavité très réduite, les *vaisseaux* dont les cavités forment tout le long du bois des sortes de canaux. Les vaisseaux, disposés en files, sont séparés les uns des autres par des parois transversales qui sont continues dans les vaisseaux *fermés* et plus ou moins résorbées dans les vaisseaux *ouverts*. Les fibres et les vaisseaux ne renferment ni noyau, ni protoplasma, ce sont des éléments morts.

Les arbres, tels que les Pins, les Sapins, les Cyprès, qui font partie du groupe des Gymnospermes, n'ont pas de fibres dans leur bois ; on n'y voit que des vaisseaux fermés et des cellules vivantes, et encore ces dernières sont-elles localisées dans les rayons médullaires très étroits.

Les cellules ne restent vivantes que quelques années, dans les couches du bois qui sont vers la périphérie ; dans les parties plus âgées, qui sont vers le centre, le protoplasma a disparu et il n'y a plus d'éléments vivants.

Les racines, que la sève doit parcourir pour passer de la région pilifère absorbante à la tige, sont composées des mêmes éléments que les tiges.

Localisation du courant ascendant. — Si, tout autour de la tige d'un arbre, on enlève l'écorce sur une hauteur de quelques centimètres, en respectant le bois, on constate que les feuilles ne se flétrissent pas. L'eau continue donc de s'élever des racines jusqu'aux feuilles. On peut en conclure que l'écorce ne joue pas un rôle important dans la circulation de l'eau ; c'est par le bois que passe le courant ascendant ; mais par quelle partie du bois ?

Lorsqu'on enlève, tout autour d'une tige, non seulement l'écorce, mais encore la partie périphérique du bois qui renferme des cellules vivantes, les feuilles ne tardent pas à se flétrir. Le courant d'eau est interrompu ; il passait donc par la partie vivante du bois ; le bois mort est insuffisant pour assurer la circulation de l'eau.

La conclusion de ces expériences est que l'ascension de la sève se fait principalement, sinon exclusivement, par la partie du bois qui renferme des éléments vivants. Il semble que la circulation soit liée à la vie même de la plante. On peut donner de ce fait des preuves directes.

Lorsqu'une branche meurt, elle ne tarde pas à se dessécher, alors que les branches vivantes, même plus élevées sur le tronc, continuent à recevoir l'eau des racines. L'eau ne peut donc s'élever par le bois mort.

D'autre part, si l'on tue une tige par le froid ou par la chaleur, de façon à modifier le moins possible sa structure, on constate, comme dans le cas précédent, que les feuilles se flétrissent, même si la base de la tige plonge dans l'eau.

Le rôle essentiel des cellules vivantes dans l'ascension de la sève avait été mis en doute à la suite d'une expérience de Strasburger. Un Chêne haut de 22 mètres était coupé au ras du sol ; puis la base de la tige était plongée dans une solution toxique d'acide picrique pendant trois jours et ensuite dans une solution de fuchsine pendant huit jours. Aussi longtemps qu'a duré l'expérience, les feuilles de l'arbre sont restées fraîches ; elles recevaient donc l'eau qui leur était nécessaire, la circulation n'était pas interrompue.

En examinant la tige, Strasburger avait cependant constaté que l'acide picrique s'était élevé à une hau-

teur de 3 mètres et la fuchsine à 18 mètres; il admettait que l'acide picrique avait tué toutes les cellules vivantes et en concluait que la fuchsine avait pu s'élever le long d'une tige morte.

En refaisant cette expérience avec un Érable haut de 15 mètres, Ewart a constaté les mêmes faits que Strasburger; mais en examinant de plus près le bois injecté avec l'acide picrique, il a vu que toutes les cellules n'étaient pas tuées et que la fuchsine s'était élevée précisément par la partie de la tige où les cellules étaient restées vivantes. L'existence des cellules vivantes est donc nécessaire à la circulation de l'eau.

Utilité des vaisseaux. — De ce que les cellules vivantes sont nécessaires à la circulation, il ne s'en suit pas forcément que le courant passe entièrement par ces cellules. La première idée qui vient à l'esprit lorsqu'on examine la structure de la tige est que l'eau doit passer par les vaisseaux dont la forme et la disposition semblent indiquer le rôle conducteur. Ce rôle a cependant été mis en doute.

Une des principales objections est fondée sur la présence à peu près constante de bulles d'air à l'intérieur des vaisseaux, surtout pendant l'été lorsque la circulation est la plus active. Or les bulles sont un obstacle considérable au mouvement de l'eau, comme le montre l'expérience suivante de Jamin.

Une pression infime peut déterminer un courant d'eau dans un tube de verre capillaire; si on y introduit une bulle d'air, il faut déjà une notable pression pour la déplacer; s'il y a un chapelet de bulles, une pression de plusieurs atmosphères est insuffisante pour établir le courant d'eau. Les bulles se conduisent comme un véritable bouchon. La résistance est encore plus grande si la cavité du tube, au lieu d'être cylindrique, est irrégulière. Si les choses se passent dans les vaisseaux comme dans un tube de

verre, on ne peut donc admettre l'existence d'un courant d'eau continu s'élevant par la cavité des vaisseaux.

Mais alors par où passe l'eau? Beaucoup d'auteurs ont admis qu'elle s'élevait par l'épaisseur même des parois des vaisseaux, des cellules et surtout des fibres. Ce serait simplement un phénomène d'imbibition. On peut montrer par l'expérience l'insuffisance de cette hypothèse.

On coupe une branche d'arbre et on laisse pendant quelque temps la section plongée dans de la paraffine fondue. On constate ensuite que la cavité des vaisseaux est injectée de paraffine qui se solidifie par refroidissement. On rafraîchit la section de façon à mettre à nu les parois des fibres qui ont pu être recouvertes de paraffine et on place la base de la tige dans l'eau. Si les parois des fibres servent réellement à conduire l'eau, la circulation devra s'effectuer normalement et les feuilles resteront fraîches. Si au contraire la cavité des vaisseaux est la voie normale du courant ascendant, les feuilles se flétriront, puisque les vaisseaux sont obstrués. Or on constate que les feuilles se flétrissent; les parois des fibres ne suffisent donc pas pour conduire l'eau.

Dans une autre expérience, on plonge la base d'une branche dans une solution d'éosine, et on l'y maintient quelques jours; puis on la laisse se dessécher et on fait des coupes à diverses hauteurs. On constate alors que la cavité des vaisseaux renferme de l'éosine tandis que les parois des fibres ne sont pas colorées. On en conclut que c'est par la cavité des vaisseaux et non par l'épaisseur des parois que la solution d'éosine s'est élevée dans la tige.

Ces expériences, surtout la première, ne prouvent pas que les parois des fibres ne jouent aucun rôle dans la circulation de l'eau, mais seulement que le

courant principal passe par la cavité des vaisseaux. Dans l'expérience de l'éosine, il peut très bien se faire que les parois des fibres se laissent pénétrer par l'eau et non par l'éosine. Lorsqu'on fait une tache de vin sur une nappe, on peut voir la tache s'élargir en mouillant la nappe sans la rougir ; l'eau circule par les parois des fibres textiles plus vite que la matière colorante.

Transmission des pressions. — Les vaisseaux jouent donc un rôle dans la circulation de la sève ; on est dès lors tenté de supposer que l'eau circule dans leur cavité suivant les mêmes lois que dans un tube de verre, et c'est ainsi qu'on a pendant longtemps envisagé la question. Mais alors on rencontre une difficulté insurmontable lorsqu'on recherche la force suffisante pour soulever une colonne d'eau à une hauteur qui peut dépasser 50 mètres. On suppose implicitement que cette colonne d'eau renfermée dans les vaisseaux exerce sur sa base une pression égale à son poids. Il en résulterait, à la base des tiges, des pressions considérables supérieures à plusieurs atmosphères. Il y a donc lieu de rechercher comment les pressions se transmettent dans le bois et sont réparties le long des tiges.

Pour évaluer la pression qui s'exerce à l'intérieur d'une tige, on opère de la manière suivante. Avec une vrille, on creuse un trou perpendiculairement à la surface de façon à traverser complètement l'écorce *e* (fig. 8) et à arriver dans la partie vivante du bois *b*. On y enfonce un tube de verre recourbé en U, renfermant du mercure surmonté d'un peu d'eau et pouvant servir de manomètre M. Si le niveau du mercure est le même dans les deux branches du manomètre, c'est que la pression à l'intérieur du bois est la même que la pression atmosphérique. Si la pression est plus élevée dans le bois, le mercure refoulé par le liquide

sorti de l'arbre s'élèvera dans la branche libre; si elle est inférieure, l'eau qui surmonte le mercure sera au contraire aspirée et le mercure s'abaissera dans la branche libre. Dans tous les cas, la différence de niveau dans les deux branches indiquera la pression positive ou négative du bois.

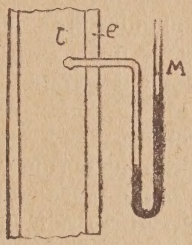


Fig. 8. — Manomètre *M* enfoncé dans le bois *b* d'une tige; *e*, écorce.

Pour se rendre compte de la façon dont les pressions se transmettent, Bonnier a opéré sur une branche d'Erable longue de 70 centimètres. Un manomètre était fixé à 30 centimètres de la base enfoncée elle-même dans une caisse où l'on pouvait faire le vide avec une machine pneumatique. Au début de l'expérience, la pression au niveau de la section était la pression atmosphérique et le manomètre indiquait que la pression intérieure du bois était inférieure de 10 millimètres à la pression atmosphérique. On fait le vide dans la caisse de façon que la pression passe, au niveau de la section, de 760 millimètres à 60 millimètres. On a donc déterminé ainsi une dépression de $760^m - 60^m = 700$ millimètres. Or après 15 minutes, le manomètre, qui n'était cependant qu'à 30 centimètres de la section, n'accusait qu'une diminution de pression de 6 millimètres; il

marquait une pression négative de 16 millimètres au lieu de 10 millimètres.

On doit conclure de cette expérience que les pressions ne se transmettent dans le bois que lentement et partiellement. La chose pouvait d'ailleurs être prévue à cause des bulles d'air qui existent toujours dans les vaisseaux et jouent le rôle de bouchon. On peut dès lors se demander si la colonne d'eau entrecoupée de bulles d'air qui se trouve dans les vaisseaux exerce réellement sur la base une pression égale à son poids.

Les mesures effectuées par Ewart à diverses hauteurs d'un tronc d'Erable permettent de répondre à cette question. Un manomètre était placé à 3 mètres au-dessus du sol et un autre à 17 mètres. Les deux manomètres ont été observés pendant quatre heures. Or la pression était tantôt plus forte en bas qu'en haut, tantôt plus faible. Il n'y avait aucun rapport entre la pression et la hauteur au-dessus du niveau du sol. On doit en conclure que la colonne d'eau renfermée dans les vaisseaux n'exerce pas de pression sur sa base. Et cependant cette colonne a un poids, et ce poids doit se faire sentir quelque part.

On trouve la solution de cette difficulté dans l'expérience de Jamin sur les chapelets de bulles d'air. Si on exerce une pression de deux atmosphères sur un chapelet de bulles d'air renfermé dans un tube capillaire, les bulles n'avancent pas parce qu'elles adhèrent aux parois du tube en vertu du frottement. La pression est donc transmise aux parois du tube et supportée par elles.

De même, dans un vaisseau, le poids d'une colonne d'eau située au-dessus d'une bulle d'air qui adhère aux parois du vaisseau est supporté par les parois et ne se transmet pas à l'eau qui est au-dessous de la bulle. Les tronçons de colonne d'eau qui sont dans

les vaisseaux ne doivent donc pas être considérés comme superposés les uns aux autres mais comme accrochés en quelque sorte aux parois. Leur poids est supporté en entier par le squelette de la plante. Il n'y a pas à proprement parler transmission de pression hydrostatique.

Le problème de l'ascension de la sève se trouve ainsi posé d'une toute autre façon que lorsque l'on pensait que la colonne de sève exerçait sur sa base une pression égale à son poids. Nous allons voir que la solution en est rendue bien plus facile.

Poussée des racines. — Une des causes qui ont été invoquées pour expliquer l'ascension de la sève est la poussée exercée par les racines sur les liquides absorbés. Nous avons vu que les vaisseaux du bois de la région pilifère se comportaient comme un véritable osmomètre, et que la pression y était égale à la différence des pouvoirs osmotiques des liquides intérieur aux vaisseaux et extérieur à la racine. On comprend que cette pression refoule la sève vers la tige et contribue à son ascension.

Il est facile, par une expérience très simple, de mettre en évidence la poussée des racines. Si l'on coupe un cep de vigne à la fin du printemps, on voit s'écouler goutte à goutte par la section un liquide clair. On peut même mesurer la force avec laquelle le liquide est refoulé. Sur ce cep coupé au ras du sol, on adapte un tube qui porte un manomètre à mercure. La pression marquée par le manomètre sous l'action du liquide qui sort de la section peut servir de mesure à la poussée des racines; elle peut atteindre 107 centimètres de mercure. Les résultats sont très différents suivant les circonstances et suivant les espèces. La pression est surtout forte au commencement du printemps; avec le Bouleau, elle s'élève jusqu'à 139 centimètres; avec le Mûrier, elle ne dépasse

pas 1 centimètre; dans bien des cas elle est nulle.

Ces variations mêmes peuvent faire prévoir que, si la poussée des racines joue un rôle dans l'ascension de la sève, ce n'est pas un rôle essentiel. La circulation se fait en effet tout aussi bien dans les arbres où la poussée est nulle que dans ceux où elle est très forte. Les causes des différences de poussée manifestées par deux arbres, dans des conditions extérieures identiques sont obscures et vraisemblablement complexes.

On sait d'ailleurs par les expériences de Bonnier que les pressions ne se transmettent dans les tiges que partiellement. Alors même que la poussée serait toujours très forte à la base du tronc, son effet serait déjà très atténué à quelques décimètres au-dessus du sol et ne pourrait se faire sentir jusqu'au sommet de l'arbre.

Il est à remarquer d'autre part que les poussées considérables ne se manifestent que dans les arbres sectionnés et où par conséquent la circulation normale n'a pas lieu. Un manomètre, placé à la base d'un arbre couvert de feuilles et où la circulation est active, marque des pressions très faibles et même le plus souvent négatives. Si l'on coupe le tronc, il y a aspiration plutôt que refoulement de sève. On peut donc dire que, dans les conditions ordinaires de la végétation active d'un arbre, la poussée des racines n'existe pas ; il y a plutôt tendance au vide dans l'intérieur de la tige.

L'inutilité de la poussée est facile à démontrer directement. On coupe un arbre, on plonge la base du tronc dans l'eau et on constate que les feuilles restent fraîches. L'eau arrive donc aux feuilles aussi bien lorsqu'elle est absorbée directement par la tige que lorsqu'elle vient des racines.

En somme, la poussée des racines peut contribuer

à l'ascension de la sève, mais elle n'est ni nécessaire ni suffisante ; il y a lieu de chercher une autre explication.

Transpiration. — L'eau qui vient des racines remplace celle qui est évaporée à la surface des feuilles. Il est donc naturel de penser que la transpiration contribue à déterminer le courant ascendant tout le long de la tige. On peut démontrer directement l'aspiration produite par les feuilles qui transpirent. On coupe un rameau couvert de feuilles, on mastique la base dans une des branches d'un tube en U renfermant du mercure ; les choses étant disposées de telle sorte qu'au commencement de l'expérience il y ait une certaine quantité d'eau entre la base de la branche et la surface du mercure. On expose la branche au soleil de façon à activer la transpiration ; on constate alors que l'eau du tube est absorbée par la tige et que le mercure s'élève dans la branche correspondante du tube.

Il y a donc une certaine aspiration produite par les feuilles qui transpirent, et la force peut en être mesurée par la différence de niveau du mercure dans les deux branches du tube. Dans quelle mesure cette aspiration peut-elle servir à expliquer l'ascension de la sève ?

Remarquons d'abord que la transpiration n'est pas indispensable à l'ascension de la sève. En hiver, lorsque les arbres sont dépourvus de feuilles et que la transpiration est suspendue, les parties supérieures des tiges n'en sont pas moins saturées, et la quantité d'eau qu'elles renferment augmente au printemps avant l'éclosion des bourgeons.

Cette constatation montre qu'il existe une cause autre que la transpiration, susceptible de déterminer l'ascension de la sève.

D'autre part, le rapport incontestable entre une

transpiration intense et une circulation active donne à penser qu'il existe entre ces deux phénomènes une relation de cause à effet. On a objecté à la transpiration considérée comme cause du courant ascendant qu'elle ne pouvait déterminer une force d'aspiration supérieure à une atmosphère. Cette objection n'est grave que si on admet que les pressions se transmettent à l'intérieur du bois et si l'ascension de la sève jusqu'au sommet d'un arbre haut de 50 mètres nécessite une force suffisante pour soulever une colonne d'eau de 50 mètres. Or nous avons vu qu'il n'en est rien et que les pressions sont à peu près les mêmes tout le long de la tige. La force d'aspiration des feuilles qui transpirent ne détermine pas directement l'ascension de la sève, comme une machine pneumatique faisant le vide au sommet d'un tube plein d'eau déterminerait l'ascension de l'eau dans ce tube ; nous allons voir néanmoins qu'elle joue un certain rôle.

Rôle des cellules vivantes. — C'est dans les propriétés osmotiques des cellules vivantes que doit être cherchée l'explication du mécanisme de la circulation de l'eau. Supposons une série continue de cellules vivantes c_1, c_2, c_3, ... c_{n-1}, c_n ayant respectivement un pouvoir osmotique et une turgescence p_1 et t_1, p_2 et t_2 ... p_n et t_n et disposées depuis les feuilles qui transpirent jusqu'aux racines qui absorbent, c_1 étant une cellule superficielle de la feuille et c_n un poil absorbant ; appelons p le pouvoir osmotique du liquide dans lequel plongent les racines et supposons l'équilibre établi, on aura les relations :

$$p_1 - t_1 = p_2 - t_2 = \ldots = p_n - t_n = p.$$

Si la cellule c_1 transpire, t_1 diminue et p_1 augmente ; c_1 n'est plus saturée et l'équilibre est rompu ; il se produit un courant d'eau de c_2 en c_1 ce qui diminue t_2 et augmente p_2. La rupture d'équilibre et l'appel

d'eau se propagent ainsi jusqu'à c_n. Mais si l'on suppose que le pouvoir osmotique p du liquide extérieur reste constant, l'équilibre se rétablit entre le liquide extérieur et c_n qui se sature et peut céder de l'eau à c_{n-1} et ainsi de suite. L'eau absorbée par le poil absorbant c_n arrivera ainsi jusqu'à la cellule c_1 de la feuille.

Pour que l'appel d'eau se propage ainsi jusqu'à une distance indéterminée, il n'est pas nécessaire que l'augmentation du premier terme $p_1 - t_1$ se reproduise intégralement sur les termes suivants, et que la diminution de turgescence de c_2, soit égale à celle de c_1. Il suffit d'une transmission partielle pour créer une circulation d'eau qui ne cessera que lorsque l'état primitif aura été rétabli ; la circulation sera donc continue si la transpiration persiste.

La chose paraîtra peut-être plus claire par une comparaison avec l'écoulement d'un liquide soumis seulement aux lois de l'hydrostatique. Supposons un tuyau horizontal, d'une longueur aussi grande qu'on voudra, renfermant de l'eau jusqu'à un certain niveau et alimenté d'un côté par une nappe à niveau constant. Si l'extrémité opposée est fermée, il y a équilibre ; si au contraire on y fait un trou qui descende, si peu que ce soit, au-dessous du niveau du liquide, l'eau s'écoulera ; la dénivellation produite se propagera en s'amoindrissant et provoquera ainsi un courant qui persistera aussi longtemps que la cause qui l'a produite. Si l'écoulement, même très faible, est maintenu à l'extrémité du tube, il s'établira un régime où l'eau provenant du réservoir à niveau constant remplacera exactement l'eau écoulée à l'autre bout et où tout le tube sera parcouru par un courant régulier.

Ce phénomène hydraulique qui est réalisé dans tous les canaux devient l'image exacte de la circula-

tion de l'eau dans un arbre si on remplace la pesanteur par la force osmotique. L'écoulement à une extrémité du tube est remplacé par la transpiration, et la nappe à niveau constant par le liquide du sol à pouvoir osmotique fixe. Dans les deux cas, il suffit d'une force très faible pour provoquer un mouvement, plus ou moins rapide il est vrai, sur une distance indéfinie.

Il est essentiel de remarquer que les difficultés de la circulation de la sève sont à peine augmentées par le fait que le mouvement se fait de bas en haut ; la pesanteur n'a pas d'importance à cause de la non transmission des pressions. L'eau qui est dans une cellule ne subit pas la pression de l'eau qui est dans les cellules supérieures ; la pression est supportée par le squelette de la plante. Lorsque l'eau passe d'une cellule à la cellule située immédiatement au-dessus, l'obstacle dû à la pesanteur est en rapport avec les dimensions de la cellule et par conséquent est extrêmement faible. Ces obstacles ne s'ajoutent pas lorsqu'on passe d'une cellule à l'autre. L'eau s'élève par un escalier dont toutes les marches sont indépendantes.

La circulation de l'eau dans un organe formé de cellules vivantes peut donc s'effectuer suivant une hauteur indéfinie à condition : 1° qu'à l'une des extrémités il y ait une cause constante de rupture d'équilibre ; 2° qu'à l'extrémité opposée il y ait un réservoir d'eau où les cellules absorbantes puissent s'alimenter.

Nous avons supposé que la cause de rupture d'équilibre était la transpiration. C'est le cas le plus ordinaire. Mais d'autres causes peuvent exister. Au printemps par exemple, au moment de l'éclosion des bourgeons, les matières de réserves de la tige sont digérées, l'amidon notamment est transformé en glu-

cose. Il en résulte une augmentation de pouvoir osmotique des cellules et par conséquent un appel d'eau. C'est ainsi que l'on peut expliquer la circulation active qui a lieu à la fin de l'hiver.

Dans le raisonnement qui précède, il n'a été tenu compte que des cellules vivantes. Mais on sait qu'en réalité les vaisseaux, qui sont des éléments morts, jouent un rôle et un rôle important. La majeure partie de l'eau qui circule passe par la cavité des vaisseaux; si l'appareil conducteur était réduit aux cellules, la circulation serait encore possible, mais très lente. Nous allons maintenant voir le rôle que jouent les vaisseaux.

Rôle des vaisseaux. — On peut assimiler les vaisseaux à des tubes renfermant un liquide dont la continuité est interrompue par des parois transversales ou par des bulles d'air qui empêchent la transmission des pressions. Voyons ce qui se passe, au point de vue de la circulation, dans un vaisseau (fig. 9) juxtaposé à une file de cellules vivantes c_1, c_2... J'appelle v' v''... les divers segments des vaisseaux séparés par des parois ou par des bulles, p' p'', les pouvoirs osmotiques des liquides qu'ils renferment et h', h'' les pressions exercées par ces liquides sur les parois et que je supposerai négatives; la pression zéro correspondant au cas où la pression dans le vaisseau serait égale à la pression atmosphérique. L'état d'équilibre sera exprimé par les relations :

$$p_1 - t_1 = p_2 - t_2 = p' + h' = p'' + h'' = p.$$

p étant toujours le pouvoir osmotique du liquide où baignent les racines. Nous savons que la transpiration produit une rupture d'équilibre qui en se propageant jusqu'à c_1 diminue t_1 et augmente p_1. Il en résulte un appel de liquide non seulement de c_2 vers

c_1, puis de c_3 vers c_2 mais aussi de v' vers c_2; le passage de l'eau de v' en c_2 diminue la pression h', ce qui détermine la filtration de l'eau de c_3 en v' et ainsi de suite. L'appel d'eau se transmettra donc aussi bien de cellule à vaisseau et de vaisseau à cellule que de cellule à cellule. D'ailleurs, en consi-

Fig. 9. — Schéma de la circulation; c_1, c_2 ... cellules vivantes; v', v'', portions de vaisseaux renfermant de l'eau; b, bulles d'air.

dérant deux files de vaisseaux contiguës, on verrait que la circulation s'effectue de la même façon de vaisseau à vaisseau en contournant les bulles d'air.

L'obstacle provenant de la pesanteur n'est guère plus grand dans le cas des vaisseaux que dans celui des cellules. Les parois transversales et les bulles d'air s'opposent à la transmission des pressions. L'eau contenue dans un segment de vaisseau limité à la partie supérieure par un chapelet de bulles ne

supporte pas la pression de l'eau qui est au-dessus des bulles.

Il y a cependant quelques différences, au point de vue de la circulation, entre les cellules vivantes et les vaisseaux que l'on peut assimiler à des cellules mortes. Le liquide renfermé dans les vaisseaux a un pouvoir osmotique bien moindre que le suc cellulaire des cellules vivantes, ce qui réduit sa force attractive mais augmente la force avec laquelle il est attiré par les cellules. D'autre part, les vaisseaux étant beaucoup plus allongés que les cellules et leurs parois étant perméables, on conçoit que la circulation y soit plus rapide.

On comprend pourquoi la circulation ne se fait pas lorsqu'il n'y a dans la tige que des éléments morts. Les parois étant alors toutes perméables, l'égalité de concentration et de pression tend à se produire assez rapidement dans l'ensemble de la tige, et les causes de circulation disparaissent par là même. Le rôle des cellules vivantes à membranes protoplasmiques semi-perméables est celui de centres d'attraction dont l'activité est persistante et se trouve même automatiquement augmentée dès que le manque d'eau commence à se faire sentir.

Les fonctions des cellules vivantes et celles des vaisseaux se complètent donc de façon à assurer une circulation rapide. Une cellule, grâce à son pouvoir osmotique élevé et persistant, joue un rôle actif; c'est en quelque sorte une pompe aspirante par rapport aux éléments voisins pour lesquels l'expression $p-t$ (pour les cellules) ou $p+h$ (pour les vaisseaux) est moindre que pour elle-même. Un vaisseau a au contraire un rôle plutôt passif; c'est l'appareil dans lequel l'eau circule sous l'impulsion donnée par les cellules.

On conçoit que la facilité de la circulation dépende

du nombre et de la disposition des cellules par rapport aux vaisseaux. Dans la tige des Conifères, les cellules vivantes, localisées dans des rayons médullaires très étroits, sont très peu nombreuses par rapport aux éléments morts. C'est peut-être cette particularité de structure qui a rendu nécessaire, par d'autres moyens, l'adaptation de ces arbres à une transpiration très faible.

Mécanisme de la circulation. — On peut dès lors se représenter assez simplement le mécanisme de la circulation dans un arbre de hauteur quelconque. Si la transpiration, ou tout autre cause, vient à rompre l'équilibre osmotique des cellules de la feuille en augmentant le pouvoir osmotique ou en diminuant la turgescence, il se produit un appel d'eau qui, grâce aux propriétés osmotiques des cellules, se propage jusqu'à l'extrémité des racines. L'eau absorbée tend à rétablir l'équilibre et s'élève jusqu'aux feuilles, soit par les cellules, soit par les vaisseaux. Si la transpiration persiste, l'équilibre osmotique n'est jamais complètement atteint et il s'établit un régime correspondant à un courant d'eau continu allant des racines aux feuilles.

Lorsque la transpiration est très forte ou que le sol est pauvre en eau, il peut se faire que le courant ne soit pas assez rapide pour réparer les pertes en eau ; les pressions à l'intérieur de la tige deviennent alors négatives et les feuilles peuvent se flétrir. Si au contraire la transpiration est faible, l'eau perdue est facilement remplacée et les pressions peuvent devenir positives à l'intérieur de la tige.

Le mécanisme de l'ascension de la sève est fondé sur deux faits qui paraissent contradictoires : la non transmission mécanique des pressions, telle qu'elle résulte des expériences de Bonnier, et la transmission indéfinie des pressions osmotiques par l'intermédiaire

des cellules vivantes. Ce sont là deux ordres de faits différents. Les pressions mécaniques sont arrêtées par un obstacle rigide tel qu'une paroi de cellulose ou un chapelet de bulles d'air. Les pressions résultant de l'osmose peuvent au contraire se propager à travers une membrane parfaitement rigide, à condition que des liquides de composition convenable existent de part et d'autre de la membrane.

Rôle de la semi-perméabilité. — Dans les raisonnements qui précèdent, on a supposé implicitement que le protoplasma des cellules vivantes était semi-perméable. Or, nous savons qu'il ne l'est pas complètement. En résulte-t-il que les conclusions où nous sommes arrivés ne sont pas valables?

Si l'on compare la marche d'un osmomètre de Pfeffer à celle d'un osmomètre de Dutrochet, on voit que dans les deux cas le phénomène se produit d'abord dans le même sens : la pression augmente. Mais avec les membranes semi-perméables, la pression, après avoir atteint son maximum, reste stationnaire. Avec les membranes perméables, au contraire, la pression arrive à un maximum moindre et diminue ensuite jusqu'à redevenir nulle; elle diminue parce que le liquide intérieur n'est plus assez concentré pour attirer l'eau. Si par un moyen quelconque, par exemple en évaporant l'eau à l'intérieur de l'osmomètre, on arrivait à maintenir une concentration suffisante, la pression ne diminuerait pas et l'osmomètre de Dutrochet se conduirait en apparence comme un osmomètre de Pfeffer.

C'est précisément ce qui arrive pendant la circulation de la sève. L'eau qu'une cellule gagne d'un côté, elle la perd de l'autre, de telle sorte que la concentration du suc cellulaire reste constante; il y a une sorte d'équilibre mobile. Une cellule, jouant le rôle d'osmomètre, reste donc toujours à la période

où les choses, au point de vue des pressions intérieures, se passent de la même façon, que les membranes soient perméables ou semi-perméables.

Il est bien évident que ce raisonnement n'est valable que si la perméabilité n'est pas complète, c'est-à-dire si les matières dissoutes ne traversent les membranes que très lentement. Si les sels traversaient les membranes aussi vite que l'eau, il n'y aurait plus, à proprement parler, de phénomène osmotique et la circulation n'aurait plus lieu. C'est ce qui se produit lorsque la plante meurt.

La circulation, comme l'absorption, est donc rendue possible par un degré convenable de la semi-perméabilité du protoplasma. La semi-perméabilité complète serait un obstacle à la nutrition; la perméabilité trop grande rendrait la circulation impossible.

Circulation des sels. — Jusqu'à présent, nous ne nous sommes pas préoccupés des sels que l'eau peut entraîner avec elle; il n'y a aucune difficulté à expliquer comment ils peuvent circuler depuis les racines jusqu'aux feuilles. Nous avons vu (Ch. IV) comment ils arrivent dans les vaisseaux de la racine. Tant que la sève circule à l'intérieur des vaisseaux, les sels s'élèvent en même temps que l'eau; si elle traverse une membrane protoplasmique, la progression des sels est plus ou moins retardée suivant le degré de semi-perméabilité de la membrane.

Les sels de la sève n'ayant pu normalement arriver dans les vaisseaux qu'en traversant le protoplasma de l'endoderme, on doit admettre qu'ils peuvent également traverser le protoplasma des cellules ligneuses. Mais ces cellules ont des parois partiellement semi-perméables, auxquelles elles doivent leur rôle essentiel dans la circulation, les sels les traverseront donc moins vite que l'eau.

En somme, la circulation des sels se fait par le

même mécanisme que celle de l'eau, mais elle est moins rapide. Il y a donc une cause d'erreur lorsqu'on mesure la vitesse de l'ascension de la sève d'après la vitesse d'ascension de substances dissoutes.

CHAPITRE VI

ÉMISSION DE LIQUIDES

Une minime partie seulement de l'eau absorbée par les racines est utilisée par la plante et entre dans la composition de la matière vivante ; la plus grande partie, une fois arrivée dans les feuilles, est rejetée à l'état de vapeur ou à l'état liquide. L'émission de vapeur d'eau est un phénomène très général chez les plantes aériennes ; on lui réserve le nom de *transpiration*. L'émission d'eau liquide ou *sudation* est beaucoup plus rare et ne se produit que dans des conditions assez particulières ; nous allons, dans ce chapitre, étudier par quel mécanisme l'eau à l'état liquide peut sortir de la plante, soit à peu près pure, soit chargée de sucre ou de matières minérales. Il y a lieu de considérer seulement les cas où les choses se produisent normalement, sur une plante intacte. L'émission d'eau par les blessures est un phénomène accidentel déjà signalé à propos de la poussée des racines.

Emission d'eau. — Le matin, lorsqu'une nuit relativement fraîche a succédé à une journée chaude,

on voit fréquemment des gouttelettes d'eau à la surface des feuilles. Ce n'est pas toujours de la rosée, comme on serait tenté de le croire, mais bien de l'eau sortie des feuilles mêmes. Les gouttelettes sont disposées d'une façon très régulière et invariable pour une même espèce. Chez les Renoncules, les Capucines et beaucoup d'autres Dicotylédones, elles sont aux bords du limbe, à l'extrémité de chacune des ner-

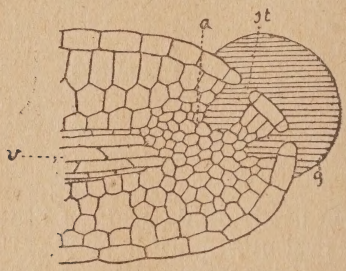


Fig. 10. — Stomate aquifère de Renoncule; *st*, ouverture d'un stomate; *a*, tissu aquifère; *v*, vaisseau; *g*, gouttelette d'eau.

vures principales; chez les Graminées, il y en a une au bout de chaque feuille. Une gouttelette grossit, puis tombe et bientôt est remplacée par une autre.

La place où se fait la sortie de l'eau est toujours déterminée par la structure, à l'extrémité d'une nervure. La figure 10 montre la disposition chez la Renoncule; la nervure est réduite à quelques vaisseaux spiralés *v* et se prolonge par un tissu de petites cellules aquifères *a*, serrées les unes contre les autres. L'épiderme porte un groupe de stomates *st* ayant la structure ordinaire; les chambres sous-stomatiques sont limitées par les cellules aquifères.

L'eau, arrivée par le faisceau du bois, traverse le tissu aquifère, s'accumule dans la chambre sous-stomatique, puis sort par l'ouverture des stomates et se

réunit à la surface de la feuille en une gouttelette *g* qui recouvre tout le groupe de stomates. Quelquefois, comme chez les Graminées, il se produit une fente dans l'épiderme, ce qui facilite encore la sortie du liquide.

Si l'on recueille une certaine quantité de l'eau exsudée, on peut constater qu'elle est d'une grande pureté; elle ne laisse, après évaporation, qu'un résidu solide très faible, à peine 0,05 °/₀, bien inférieur à celui que donne la sève contenue dans les vaisseaux du bois. Cela tient à ce que, avant d'arriver aux stomates aquifères, l'eau a été, tout au moins en traversant le tissu aquifère, filtrée par diverses membranes partiellement semi-perméables.

Cause et mécanisme de l'émission d'eau. — La sortie de l'eau par les stomates aquifères est incontestablement provoquée par la pression intérieure. Pour en comprendre le mécanisme, il est nécessaire de se représenter l'état antérieur de la plante et, en particulier, de la feuille.

Pendant la journée, la transpiration est plus ou moins abondante à la surface des feuilles; il en résulte une diminution de pression aussi bien dans les cellules vivantes que dans les vaisseaux. Nous savons (Ch. v) que c'est la cause principale de la circulation à l'intérieur des tissus. L'eau absorbée par les racines vient réparer les pertes éprouvées par les feuilles. Aussi longtemps que la transpiration dure, l'équilibre ne s'établit pas; les cellules vivantes ne sont pas saturées d'eau et la pression à l'intérieur des vaisseaux est inférieure à la pression atmosphérique. L'émission d'eau n'a, dans ces conditions, aucune raison de se produire.

Supposons maintenant que la transpiration soit arrêtée. L'appel d'eau cessera. L'absorption continuera-t-elle? Nous avons vu (Ch. iv) que les racines

absorbent de l'eau jusqu'à ce qu'il y ait équilibre osmotique entre leurs tissus et le milieu extérieur. Dans les conditions ordinaires réalisées pendant le jour, l'équilibre n'est jamais atteint; l'absorption est continue aussi longtemps que le permet la composition du milieu extérieur. Mais si la transpiration est suspendue, les tissus de la racine aussi bien que de la feuille ne tardent pas à être saturés d'eau. Y a-t-il alors quelque raison pour que l'émission d'eau liquide se produise?

Supposons d'abord que la température reste constante et que le pouvoir osmotique des cellules ne varie pas. Voyons ce qui se passe dans les cellules aquifères par où, le cas échéant, se fait l'émission d'eau. Du côté des vaisseaux et des cellules parenchymateuses voisines, ces cellules sont par définition en équilibre; mais du côté de la chambre sous-stomatique, il n'en est pas de même. Une cellule aquifère en bordure de la lacune a une turgescence qui, sur la paroi mitoyenne de la cellule voisine, est compensée par la turgescence de cette cellule; mais au contact de la lacune la turgescence n'est pas équilibrée et tend à pousser l'eau vers l'extérieur. C'est le mécanisme ordinaire des sécrétions liquides.

Il existe donc, même si la température reste constante, une cause d'émission d'eau liquide. Chaque fois que la pression intérieure d'une cellule devient supérieure à la pression qui s'exerce à la surface externe, l'eau du suc cellulaire peut être rejetée à l'extérieur en vertu de l'excès de pression interne. Mais pour cela il est nécessaire que les parois de la cellule, aussi bien protoplasmiques que cellulosiques, soient suffisamment perméables. On comprend donc pourquoi l'émission d'eau a lieu normalement à la surface du tissu aquifère relativement perméable et ne s'observe pas dans les lacunes ordinaires, et sur-

tout sur les cellules épidermiques qui doivent à leur structure une imperméabilité presque complète.

L'émission d'eau ainsi produite peut être continue aussi longtemps que persistent les causes qui l'ont déterminée. Lorsqu'une cellule aquifère a perdu une partie de son eau, sa turgescence diminue et son pouvoir osmotique augmente ; l'équilibre est rompu et il en résulte un appel d'eau qui se propage jusqu'aux racines et provoque l'absorption. Lorsque l'équilibre est rétabli, l'eau est de nouveau rejetée et ainsi de suite. On s'explique ainsi la formation de gouttelettes qui se détachent à intervalles réguliers de l'extrémité des nervures de certaines feuilles.

On a supposé que les tissus de la feuille sont saturés au moment où l'eau sort par les stomates aquifères. Cette condition est la plus favorable, mais elle n'est pas nécessaire. Il suffit que la turgescence à l'intérieur des cellules aquifères soit assez grande pour vaincre la résistance de la paroi au passage de l'eau. La fréquence de l'émission d'eau dépend donc de la perméabilité des membranes. Si les membranes sont très perméables, une turgescence faible peut provoquer la formation de gouttelettes.

D'après le mécanisme qui vient d'être décrit, la cause immédiate de l'émission d'eau est la perméabilité des cellules aquifères jointe à la turgescence de ces mêmes cellules. La sortie de l'eau est également en rapport avec ce que nous avons appelé la poussée des racines (p. 67). L'absorption est donc la conséquence de l'émission d'eau par les stomates aquifères aussi bien que la cause de cette émission ; les deux phénomènes sont corrélatifs.

D'autre part, on constate que la formation de gouttelettes d'eau sur les feuilles est en général liée à un abaissement de température. Nous allons voir maintenant quel est le rôle du refroidissement, indé-

pendamment de l'arrêt de la transpiration qui peut être dû à une autre cause.

Influence d'un abaissement de température. — Supposons que, l'équilibre osmotique étant établi, la température s'abaisse. Il en résultera une diminution du pouvoir osmotique du suc cellulaire. L'équilibre sera rompu par suite d'un excès de turgescence. L'eau tendra donc à sortir des cellules sursaturées et viendra augmenter la pression dans les vaisseaux dont le contenu refluera dans les cellules aquifères, de là dans la chambre sous-stomatique, puis à l'extérieur. L'émission d'eau peut donc avoir lieu simplement par suite de la rupture d'équilibre provoquée par un abaissement de température.

On peut se rendre compte qu'un refroidissement comme il s'en produit fréquemment pendant la nuit est suffisant pour déterminer une élévation notable de la pression à l'intérieur des feuilles. Soit en effet p_0 le pouvoir osmotique d'une solution à $o°$, le pouvoir osmotique p à $t°$ est donné par la formule :

$$p = p_0 \left(1 + \frac{t°}{273}\right)$$

Si, à $o°$, le pouvoir osmotique est égal à 10 atmosphères, il sera de 10,91 atmosphères à 25° et de 10,36 atmosphères à 10°. Un abaissement de température de 15°, se produisant pendant la nuit, déterminera donc une diminution de pouvoir osmotique égale à 0,55 atmosphère. Les cellules devront expulser une quantité d'eau qui amène une diminution correspondante de la turgescence. On conçoit que ce soit suffisant pour provoquer la formation de gouttelettes.

Un abaissement de température favorise donc l'émission d'eau en déterminant un excès de turgescence. Lorsque les tissus sont saturés, la chose est

claire ; mais cette condition n'est pas absolument nécessaire. Supposons en effet que les cellules parenchymateuses aient une turgescence légèrement inférieure à leur pouvoir osmotique ; elles auront une tendance à attirer l'eau plutôt qu'à la rejeter. Si un refroidissement survient, le pouvoir osmotique est diminué et peut devenir inférieur à la turgescence ; les cellules auront alors une tendance à expulser l'eau qui pourra s'échapper par les stomates aquifères.

En somme, l'émission d'eau liquide est rendue possible grâce à la perméabilité des membranes du tissu aquifère ; elle est déterminée par la turgescence des tissus survenant après l'arrêt ou le ralentissement de la transpiration ; elle est accélérée par un abaissement de température.

Réabsorption de l'eau. — Supposons que l'eau sortie du tissu aquifère a rempli la chambre sous-stomatique et forme une gouttelette à la surface de l'épiderme. N'est-il pas possible, si les conditions viennent à changer, que l'eau, au lieu de continuer à sortir, rentre au contraire dans la plante? Si on appelle p et t le pouvoir osmotique et la turgescence de cellules aquifères et p' le pouvoir osmotique du liquide émis, l'état d'équilibre est exprimé par la relation : $t = p - p'$. Si $t > p - p'$, l'eau continue à sortir ; si $t < p - p'$, elle a une tendance à rentrer.

Le matin, après le lever du soleil, les conditions sont inverses de celles qui ont déterminé l'émission d'eau ; la transpiration recommence et réduit la turgescence ; la température s'élève et augmente le pouvoir osmotique des cellules. Si à ce moment les gouttelettes d'eau formées sur les stomates aquifères ne sont pas encore évaporées, elles peuvent être réabsorbées. Il est difficile de savoir la part qui revient à la réabsorption et à l'évaporation ; mais la rapidité avec laquelle les gouttelettes disparaissent quelque-

fois rend probable le fait qu'elles sont au moins en partie réabsorbées.

Rôle de l'émission d'eau. — Après qu'on a étudié une fonction, on est porté à se demander à quoi elle est utile; ce qui suppose implicitement qu'on admet *a priori* qu'elle sert à quelque chose. Or il n'est pas évident qu'une fonction soit utile; elle peut être indifférente ou même nuisible, à condition toutefois de ne pas l'être assez pour compromettre l'existence de l'espèce.

Si l'on considère spécialement le cas où l'eau est rejetée à la suite d'un refroidissement, il semble bien que la fonction de sudation soit plutôt utile. Il y a de l'eau en trop, la plante est sursaturée; une disposition qui permet l'élimination de l'excès d'eau doit être considérée comme une adaptation favorable. Les stomates aquifères surmontant un tissu perméable apparaissent comme des soupapes de sûreté. Sans cette disposition, l'eau chassée des cellules par un excès de turgescence s'accumulerait dans les méats et pourrait y acquérir une pression suffisante pour être nuisible.

Il n'en est pas de même lorsqu'il n'y a pas abaissement de température et que la plante est simplement saturée d'eau. Dans ce cas, quelle peut être la signification physiologique de l'émission d'eau? L'eau perdue par les feuilles étant remplacée en quelque sorte automatiquement par l'eau absorbée par les racines, il n'y a pour la plante ni perte ni gain; en se plaçant spécialement au point de vue de l'eau, on ne voit donc ni avantage ni inconvénient à cette circulation.

Il pourrait en être autrement si les échanges de sels avec le milieu extérieur étaient modifiés par la sudation. Or on a constaté que l'eau sortant des stomates aquifères était à peu près pure et ne renfermait qu'une

proportion insignifiante de matières dissoutes. Il n'y a donc de ce côté-là ni perte d'éléments utiles ni élimination d'éléments inutiles. A ce point de vue, la fonction est indifférente.

Mais la sudation, par cela même qu'elle détermine l'absorption d'eau par les racines, ne permet-elle pas l'assimilation de sels utiles qui sans cela n'auraient pas été absorbés? Nous avons vu (Ch. IV) que l'absorption de l'eau est indépendante de l'absorption des sels. Si un sel a une concentration moindre dans la racine que dans le milieu extérieur, il est absorbé en vertu des lois de l'osmose, même si l'eau n'entre pas. Si la concentration du sel est la même à l'intérieur et à l'extérieur, le sel n'est pas absorbé, même si l'eau entre. Dans une plante intacte, la sudation n'a donc pas d'influence sur l'absorption des sels.

Les stomates aquifères ne sont donc vraiment utiles que lorsqu'un abaissement de température survient dans la plante déjà saturée et amène une sursaturation; ce sont alors des soupapes de sûreté. Mais les adaptations qui permettent l'élimination d'eau dans le cas où c'est utile, se prêtent également au même phénomène dans le cas où il est indifférent. D'ailleurs, en fait, l'émission d'eau n'a lieu en général qu'à la suite d'un refroidissement; les deux causes qui ont été distinguées pour la clarté de l'explication agissent en même temps et concourent à un phénomène unique.

Hydatodes. — Chez quelques arbres des tropiques, les organes qui servent à l'élimination de l'eau ne sont pas des stomates aquifères. A la surface des feuilles d'*Anamirta Cocculus*, on peut voir le matin de petites gouttelettes d'eau disséminées; elles sont toujours superposées à des cellules de forme spéciale appelées *hydatodes*. On voit sur la figure 11 qu'une hydatode est une grande cellule épidermique *h* au-

dessus de laquelle la cuticule est interrompue; de plus, la paroi externe porte un épaississement de cellulose gélifiée *b* qui occupe une partie de la cavité de la cellule. L'eau sort en traversant la membrane externe de l'hydatode; voyons par quel mécanisme.

Remarquons d'abord qu'aucun vaisseau n'aboutit dans le voisinage immédiat de l'hydatode; l'eau ne

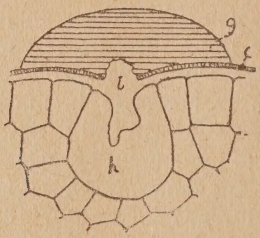


Fig. 11. — *h*, hydatode; *b*, paroi gélifiée; *c*, uticule; *g*, gouttelette d'eau.

peut donc provenir que des cellules parenchymateuses. Supposons l'équilibre osmotique établi, toutes les cellules étant saturées d'eau. Si la température s'abaisse, le pouvoir osmotique des cellules voisines de l'hydatode diminue, leur turgescence devient trop grande et renvoie une certaine quantité d'eau dans l'hydatode où la pression augmente. La filtration de l'eau vers l'extérieur est favorisée par ce fait que la cuticule est interrompue.

Un abaissement de température est-il nécessaire pour que l'eau sorte de l'hydatode? Supposons la feuille saturée d'eau et la température constante. Du côté des cellules voisines, la turgescence de l'hydatode est équilibrée; mais sur la paroi extérieure, elle ne l'est pas. Il est donc possible que la perméabilité de cette paroi laisse échapper de l'eau simplement

sous l'influence de la turgescence, comme dans le cas des stomates aquifères. Le mécanisme est le même dans les deux organes.

Les hydatodes ne sont pas, comme les stomates aquifères, en rapport avec un faisceau libéro-ligneux. On comprend donc moins facilement, chez les arbres à hydatodes, l'existence d'un courant d'eau continu allant des racines vers les feuilles et donnant lieu à des séries de gouttelettes qui se détachent à intervalles réguliers. On manque d'ailleurs d'observations précises à ce sujet. Il semble que les hydatodes aient surtout pour rôle l'élimination de l'excès d'eau de la feuille ; leur raison d'être peut d'ailleurs être envisagée à un tout autre point de vue.

Suivant les circonstances, les hydatodes peuvent en effet servir, soit à rejeter, soit à absorber l'eau. Si on plonge dans l'eau une feuille flétrie d'*Anamirta*, elle redevient turgescente beaucoup plus vite qu'une feuille ordinaire. C'est que les hydatodes, grâce à leur paroi non cutinisée et partiellement gélifiée, se saturent rapidement d'eau. Une fois dans l'intérieur de l'hydatode, l'eau passe facilement dans les cellules voisines qui ne sont pas saturées. C'est le phénomène inverse de celui qui a lieu lorsque l'eau est éliminée. Comme les stomates aquifères, les hydatodes peuvent ainsi, si les circonstances s'y prêtent, réabsorber l'eau une fois rejetée.

Les hydatodes sont donc des organes à fonctionnement réversible et l'utilité de la fonction absorbante est plus évidente que celle de la fonction éliminatrice. Grâce aux hydatodes, les arbres peuvent en effet profiter des rosées abondantes et suppléer ainsi à l'insuffisance de l'absorption par les racines.

Nectar et nectaires — A la base du pistil d'une fleur de Sauge, de Sainfoin et d'un grand nombre d'autres plantes, on peut voir se former de petites

gouttelettes d'un liquide très sucré; c'est du *nectar*. L'organe à la surface duquel il est sorti est un très petit mamelon, quelquefois à peine visible, et qu'on appelle un *nectaire*. Le nectar n'apparaît pas toujours à la base du pistil, bien que ce soit là le cas le plus ordinaire; il peut se produire à la base des étamines comme chez les Crucifères, dans l'éperon du calice comme dans la Capucine, quelquefois même en dehors de la fleur; c'est ainsi que, sur les stipules des Vesce ou sur le pétiole des feuilles de Cerisier, on peut distinguer de petites taches brunes qui sont des nectaires.

Le nectar diffère du liquide dont nous avons étudié la sortie sur le bord des feuilles non seulement par sa composition qui comporte une forte proportion de sucre, mais encore, au moins dans certains cas, par les circonstances de sa production. Les conditions qui sont favorables à la sortie de l'eau le sont également à celle du nectar; c'est le matin, lorsque le temps est humide, que le nectar est le plus abondant. Mais l'émission du nectar est beaucoup plus fréquente que celle de l'eau; elle peut même s'effectuer pendant les journées sèches et chaudes où les plantes transpirent et où les cellules n'ont qu'une faible turgescence. Nous allons chercher à expliquer ces diverses particularités. Et d'abord quelle est la structure d'un nectaire?

Le mot nectaire ne s'applique pas à un organe défini par sa forme; il sert à désigner le tissu, quel qu'il soit, à la surface duquel apparaît le nectar. A la base du pistil d'une Vesce, le nectaire est une sorte de petite languette relevée, longue de moins d'un millimètre. Une coupe en long montre un faisceau de bois qui se termine à une faible distance de l'extrémité; la plus grande partie du nectaire se compose d'un tissu de petites cellules renfermant un liquide

sucré, c'est le *tissu nectarifère ;* à l'extrémité, sur le prolongement du faisceau, l'épiderme présente un groupe de stomates comparables aux stomates aquifères de la Renoncule.

Ces caractères ne se retrouvent pas dans tous les nectaires. Les faisceaux peuvent faire défaut, les stomates également. La seule particularité constante est l'existence d'un liquide sucré dans les cellules et la possibilité de la sortie de ce liquide à l'extérieur sous forme de nectar. Il peut d'ailleurs se faire qu'il y ait, en certains points de la fleur, un tissu nectarifère à la surface duquel il ne sort jamais de nectar. C'est alors une simple réserve de sucre et non plus un nectaire proprement dit.

En somme, la question à résoudre est celle de savoir comment un liquide sucré qui se trouve dans un tissu voisin de l'épiderme peut sortir à la surface.

Mécanisme de la sortie du nectar. — Le cas le plus simple est celui d'un nectaire comprenant un faisceau et des stomates, et émettant du nectar dans les circonstances où les stomates aquifères laissent sortir de l'eau. Le mécanisme est alors le même pour l'émission du nectar que pour celle de l'eau. La turgescence des cellules, surtout s'il y a abaissement de température, amène le liquide d'abord dans les chambres sous-stomatiques, puis à l'extérieur.

Ce qui distingue le cas des nectaires, c'est qu'avant de sortir par les stomates, le liquide amené par les faisceaux traverse le tissu nectarifère et se charge de sucre. Ceci suppose bien entendu que les membranes du tissu nectarifère sont assez perméables pour que le liquide qui les traverse se charge d'une notable proportion de sucre.

Si le nectaire n'est pas en relation avec un faisceau du bois, les choses se passent de même, mais avec

un afflux d'eau moins abondant et par conséquent avec une production moindre de nectar.

Lorsque la surface du nectaire est dépourvue de stomates, il y a une difficulté de plus ; il est nécessaire que le nectar traverse la paroi externe de l'épiderme normalement pourvu d'une cuticule, si mince soit-elle. On conçoit que, dans ce cas encore, la sécrétion du nectar soit ralentie.

On arrive ainsi au cas d'un tissu sucré situé près de l'épiderme et qui ne laisse jamais exsuder de nectar. Il n'y a plus alors ni nectaire, ni nectar, au sens ordinaire de ces mots, mais une simple réserve de sucre qui diffère d'un nectaire proprement dit seulement par le degré de perméabilité des parois.

Le mécanisme de la sortie à la surface de l'épiderme est essentiellement le même pour le nectar que pour l'eau. On remarque cependant que la production du nectar est beaucoup plus fréquente. Une des causes principales paraît être le pouvoir osmotique élevé des cellules du tissu nectarifère. La diminution de pouvoir osmotique due à un abaissement de la température t'' à la température t' est en effet donnée par la formule :

$$p'' - p' = p_o \frac{t'' - t'}{273}$$

elle est donc proportionnelle au pouvoir osmotique p_o. Donc plus p_o sera grand, plus, sous l'influence d'un abaissement donné de température, la diminution de pouvoir osmotique et par conséquent l'excès de turgescence sera considérable. On conçoit donc qu'un abaissement de température trop faible pour provoquer la sortie d'un suc cellulaire très dilué peut être suffisant pour chasser un suc cellulaire plus concentré.

La concentration du suc cellulaire a aussi une

influence indépendamment d'un abaissement de température. La turgescence est beaucoup plus grande dans le tissu nectarifère que dans le tissu aquifère et peut donc plus facilement déterminer l'expulsion du liquide à travers la membrane qui est au contact de l'atmosphère.

Influence d'une première émission de nectar. — L'observation montre que le nectar peut continuer à sortir à la surface d'un nectaire, même pendant les journées chaudes et sèches, alors que la turgescence, très réduite ou même tout à fait supprimée par la transpiration, est insuffisante pour refouler le suc cellulaire vers l'extérieur. On explique ce fait à l'aide d'une expérience très simple.

On creuse un petit trou à la surface d'une pomme de terre et on y met un morceau de sucre. Le sucre une fois fondu est remplacé par une goutte de sirop. Or cette goutte persiste, bien qu'elle soit soumise à une évaporation constante. C'est que l'évaporation concentre le sirop et augmente par conséquent son pouvoir osmotique; l'eau des tissus de la pomme de terre est donc attirée avec plus d'énergie et vient remplacer l'eau évaporée, de telle sorte que la goutte de sirop reste à peu près constante.

On voit l'application de cette expérience au cas du nectaire. Supposons qu'une goutte de nectar ait été émise dans les conditions ordinaires. Si l'air est sec, le nectar se concentre par l'évaporation et son pouvoir osmotique devient suffisant pour attirer l'eau des tissus sous-jacents. L'eau perdue par l'évaporation sera ainsi constamment remplacée par celle qui est empruntée aux tissus.

Il faut bien remarquer que, dans ce cas, la plante cède de l'eau et non du sucre. La turgescence n'intervient pas, puisqu'on suppose que la transpiration est intense. Les échanges qui se produisent sont seule-

ment ceux qui sont indiqués par les lois de l'osmose lorsqu'une membrane perméable sépare deux solutions de concentration inégale ; l'eau passe de la solution la moins concentrée à la solution la plus concentrée.

Il n'est d'ailleurs pas impossible que, comme dans le cas d'émission d'eau pure, une partie du liquide déjà sorti rentre dans le nectaire. La chose est confirmée par ce que l'on voit quelquefois une goutte de nectar disparaître complètement. Ce fait n'est explicable que si le nectar rentre dans les tissus par un mécanisme inverse de celui qui l'a fait sortir.

Pour que le nectar, ou tout au moins l'eau, continue à sortir d'un nectaire, même lorsque l'air extérieur est sec et que la pression intérieure est faible, il est donc nécessaire qu'il y ait eu une première production de nectar dans des conditions normales.

Rôle des nectaires. — Peu de questions ont donné lieu à des opinions aussi opposées que la question du rôle des nectaires. La plupart des auteurs partent de ce point de vue finaliste que tout ce qui a une existence normale est utile à quelque chose. Or, dans le cas des nectaires, on voit les plantes élaborer du sucre qui est incontestablement un aliment précieux, puis le rejeter comme un déchet inutilisable. Il y a là une anomalie apparente que chacun cherche à faire rentrer dans les règles ordinaires par un raisonnement en rapport avec ses habitudes d'esprit.

On sait que les abeilles, et d'autres insectes encore, sont très friandes de nectar. Elles vont le récolter sur les fleurs et s'en servent directement pour se nourrir, ou bien pour constituer leurs réserves de miel. D'autre part, en visitant les fleurs, elles peuvent retenir sur diverses parties de leur corps le pollen sorti des étamines, le transporter sur les stigmates d'autres fleurs et contribuer ainsi à la fécondation croisée.

Ces faits ont donné lieu à diverses interprétations.

Je n'insisterai pas sur l'opinion qui prête aux nectaires la fonction de permettre aux abeilles de préparer du miel destiné à servir de nourriture à l'homme, ni même sur celle qui, allant moins loin dans la voie finaliste, s'arrête à l'abeille et admet que la raison d'être du nectar est de nourrir les insectes. D'autres théories assignent aux nectaires un rôle utile à la plante qui les porte, mais utile seulement par l'intermédiaire des insectes.

En produisant du nectar, la plante attire l'insecte qui, par ses visites, contribue à la fécondation croisée laquelle, au moins dans certains cas, est utile ou même indispensable à la conservation de l'espèce. La fonction des nectaires serait donc de faciliter la fécondation croisée.

Que les nectaires contribuent à rendre la fécondation croisée plus fréquente, c'est incontestable ; mais que, comme le veulent certains, la production des nectaires ait été déterminée pour faciliter la fécondation, c'est autre chose. Cette question a été discutée ailleurs, je n'y reviendrai donc pas. Je rappellerai seulement que, dans bien des espèces, les nectaires ne jouent aucun rôle dans la fécondation ; il y a des plantes pourvues de nectaires et où l'autofécondation est la règle, et la règle avantageuse ; il y en a d'autres dépourvues de nectaires et où la fécondation est toujours croisée.

On a encore considéré les nectaires comme une réserve sucrée destinée à être employée pour la formation des graines. Cette interprétation se rapproche des raisonnements usités ordinairement en physiologie, mais elle ne rend pas compte de l'émission du nectar à l'extérieur, et c'est là en somme la question principale.

Dans l'étude de la nature, il est absolument vain

de considérer l'utilité d'un organe comme sa raison d'être. On constate qu'une chose est utile, indifférente ou nuisible, et voilà tout. Ce que l'on doit rechercher c'est l'enchaînement des causes et des effets. C'est la seule préoccupation qui ait un intérêt scientifique permanent et incontestable. Voyons où elle nous conduira dans le cas des nectaires.

L'existence d'un nectaire n'est ni plus ni moins explicable que celle d'un organe quelconque. Les cellules s'y forment et le sucre s'y accumule conformément aux lois générales de la physiologie et nous ne savons rien des circonstances particulières qui ont déterminé leur formation plutôt que celle de tout autre tissu. Les considérations transformistes que l'on peut faire à ce sujet, si ingénieuses soient-elles, renferment toujours une grande part d'hypothèse.

Il en est autrement de la sortie du nectar. C'est là un phénomène physique dont nous pouvons rechercher les causes, et elles sont faciles à trouver. Le nectar est expulsé, conformément aux lois de l'osmose, à cause de la turgescence considérable et de la perméabilité relative des cellules nectarifères. C'est là l'explication et toute l'explication.

La perte de sucre qui en résulte est sans contredit désavantageuse pour la plante ; mais c'est une perte en somme très faible et qui peut être aisément supportée. Dans les autres réserves de sucre, elle est évitée par des moyens variés. Les tubercules à l'état de vie ralentie, comme ceux de la Betterave, ont des parois semi-perméables qui s'opposent à la sortie du liquide sucré ; la moelle sucrée de la Canne à sucre est un tissu profond où la turgescence de cellules est toujours plus ou moins neutralisée. Pourquoi un moyen de ce genre n'a-t-il pas été employé pour retenir le sucre des nectaires ? C'est une des nombreuses questions qui ne comportent pas de réponse.

Excrétion de calcaire. — A la surface des feuilles de certaines plantes, il se forme de petites croûtes calcaires qui restent isolées sous forme de points à peine visibles à l'œil nu ou se réunissent en plaques plus larges ; chez les Saxifrages, tels que le *Saxifraga Aizoon*, c'est au bord du limbe ; chez les Plombaginées et notamment chez les *Limoniastrum*, c'est sur toute la surface. La structure des feuilles va nous montrer le mécanisme de cette production.

Les croûtes calcaires du Saxifrage correspondent à l'extrémité des nervures qui aboutissent à la périphérie du limbe. En faisant une coupe perpendiculairement au limbe et parallèlement à la nervure, on observe la même structure que sur les feuilles de Renoncule (fig. 10) dans la région où apparaissent les gouttelettes d'eau. La nervure se prolonge par un tissu aquifère jusqu'à la chambre sous-stomatique d'un stomate aquifère. En traitant la coupe par un acide, on observe une formation de bulles de gaz carbonique qui décèle la présence de bicarbonate de chaux en dissolution dans le suc cellulaire.

Il est dès lors facile de s'expliquer la production de la croûte calcaire. Le stomate aquifère fonctionne comme chez la Renoncule, mais la gouttelette d'eau qui en sort est chargée de bicarbonate de chaux. Au contact de l'air, le bicarbonate se transforme en carbonate qui se précipite. Le stomate aquifère se trouve au fond d'une dépression qui se remplit ainsi d'un dépôt calcaire de plus en plus large.

Le cas du Saxifrage ne diffère donc de celui de la Renoncule que parce que l'eau rejetée est chargée de bicarbonate de chaux ; ce qui suppose, bien entendu, que les parois du tissu aquifère sont perméables pour le bicarbonate de chaux.

Il est vraisemblable que le pouvoir osmotique élevé des cellules aquifères rend, comme dans le cas

des nectaires, l'émission de liquide plus fréquente, à égalité de conditions extérieures, chez le Saxifrage que chez la Renoncule. Mais c'est là que se borne la ressemblance entre l'appareil du Saxifrage et un nectaire. Nous avons vu en effet qu'une première production de nectar peut provoquer une émission continue de liquide, même si les conditions extérieures deviennent très défavorables, parce que le pouvoir osmotique plus grand du liquide externe attire l'eau du tissu sous-jacent. C'est plutôt l'inverse qui se produirait chez le Saxifrage. La solution de bicarbonate étant beaucoup plus concentrée à l'intérieur qu'à l'extérieur, l'égalité de concentration tend à s'établir par la sortie plus rapide du bicarbonate que de l'eau. C'est sans doute une raison de la quantité relativement grande de calcaire excrété. Cette cause supplémentaire d'excrétion cesse d'ailleurs de fonctionner dès que l'évaporation a desséché la goutte d'eau extérieure.

Les choses se passent d'une façon un peu différente chez les Plombaginées. Sur une feuille de *Limoniastrum*, par exemple, les dépôts calcaires sont disséminés irrégulièrement sur l'étendue des deux faces du limbe ; ils sont situés au-dessus d'un appareil spécial formé de huit petites cellules épidermiques *s* (fig. 12), ayant les caractères de cellules sécrétrices, avec un protoplasma épais et un gros noyau. Les parois qui les séparent des cellules voisines sont légèrement épaissies ; les parois externes au contraire sont très minces et contrastent avec celles des cellules épidermiques voisines qui sont épaisses. Ceci posé, l'excrétion de calcaire est facile à expliquer.

Les cellules sécrétrices ont une turgescence d'autant plus forte qu'elles sont plus riches en bicarbonate ; elles tendent ainsi à expulser leur suc cellulaire qui n'a d'autre issue que la paroi externe mince, per-

méable et sur laquelle ne s'exerce de l'extérieur aucune pression. Les choses se passent comme dans un hydatode. Au contact de l'air, le bicarbonate se transforme en carbonate qui se précipite. Le dépôt *c* de calcaire se forme et s'élargit comme chez le Saxifrage. La légère dépression au fond de laquelle se

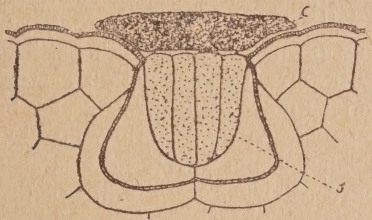


Fig. 12. — Appareil sécréteur du *Limoniastrum*; *s*, cellule sécrétrice; *c*, croûte de calcaire.

trouvent les cellules sécrétrices contribue à le maintenir en place en l'empêchant de glisser à la surface de la feuille.

Toutes les circonstances qui favorisent l'émission d'eau chez les plantes ordinaires favorisent également l'excrétion de calcaire chez les Plombaginées. La structure et la disposition de cellules sécrétrices, grâce à leur paroi externe, très mince et à leur pouvoir osmotique vraisemblablement élevé, sont très favorables à une émission abondante de liquide. Tant que les feuilles sont turgescentes l'excrétion est possible. Il est bien évident que l'abondance du dépôt calcaire est en rapport avec la quantité de bicarbonate que la plante a pu absorber; un sol calcaire augmente l'excrétion.

Rôle de l'excrétion du calcaire. — Il est d'autant plus naturel de rechercher quel est le rôle de l'excrétion du calcaire que, chez les Plombaginées,

il y a des organes spéciaux affectés à cette fonction. On dit généralement que la croûte calcaire formée à la surface des feuilles est une protection contre une transpiration trop forte. Ce serait donc une adaptation aux climats secs.

Il est vraisemblable que, toutes choses égales d'ailleurs, la transpiration d'une feuille est moindre si elle est partiellement couverte de calcaire que si elle est nue. Mais on peut se demander si le moyen employé pour obtenir cette protection relative n'est pas lui-même en rapport avec une augmentation de la transpiration. L'évaporation doit en effet être très rapide à la surface des parois minces et perméables des cellules sécrétrices ; il est vrai qu'elles sont sous le dépôt calcaire, mais ce dépôt n'est pas adhérent et il n'a été formé qu'à la suite d'une perte d'eau. Au point de vue de la défense contre la transpiration, l'excrétion du calcaire est donc un avantage contestable.

L'utilité de la sécrétion du calcaire consiste plutôt dans l'élimination du calcaire qui est en excès dans les tissus; car du moment que la chaux reste à l'état soluble c'est qu'elle est inutile.

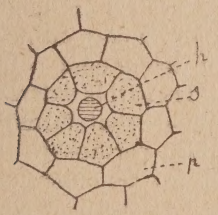
On peut remarquer d'ailleurs que l'élimination de calcaire se fait avec le minimum de dépense d'eau. La surface sécrétrice reste recouverte par le calcaire, ce qui réduit l'évaporation. De plus, lorsque le liquide extérieur précipite son carbonate, sa concentration devient moindre que celle du liquide intérieur. Le bicarbonate peut alors sortir plus vite que l'eau à travers la membrane perméable pour rétablir l'égalité de concentration. Une quantité relativement considérable de bicarbonate peut ainsi être éliminée avec une perte restreinte d'eau.

Les choses se passent donc en somme comme si la plante cherchait à éliminer son calcaire tout en

retenant son eau. L'excrétion du calcaire n'est pas une adaptation contre la transpiration, mais une fonction d'élimination réglée de façon à augmenter le moins possible la transpiration.

Canaux sécréteurs; poils sécréteurs. — La sortie de l'huile et des résines en dehors des cellules sécrétrices, dans les canaux et les poils sécréteurs, s'explique de la même façon que l'émission d'eau ou de nectar.

Une section transversale dans un canal sécréteur (fig. 13) montre des cellules sécrétrices *s* disposées



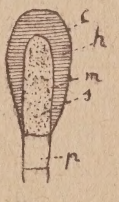


Fig. 13. — Section d'un canal sécréteur ; *s*, cellule sécrétrice; *h*, matière sécrétée; *p*, cellule parenchymateuse.
Fig. 14. — Poil sécréteur; *s*, cellule sécrétrice; *m*, membrane de cellulose; *h*, matière secrétée : *c*, cuticule; *p*, cellule parenchymateuse.

en cercle autour d'une lacune centrale. A l'extérieur, du côté opposé à la lacune, se trouvent des cellules parenchymateuses vivantes *p*. La matière, telle que l'huile, produite dans les cellules sécrétrices traverse les membranes et va s'accumuler dans le méat en *h;* on en comprend aisément la raison.

Supposons une cellule sécrétrice en équilibre osmotique avec ses voisines; sur toutes les parois mitoyennes, sa turgescence est neutralisée, elle n'est sans contrepoids que sur la membrane qui limite le méat central, c'est donc de ce côté qu'elle tend à rejeter le liquide qu'elle renferme. En fait, c'est seu-

lement la matière sécrétée qui passe ; on doit en conclure que c'est pour cette matière que les membranes sont le plus perméables. Les choses se passent comme si l'huile était rejetée à l'extérieur de la plante, le méat, dépourvu de protoplasma, n'ayant aucune turgescence propre. La formation d'un méat permet l'évacuation des matières sécrétées, dans le cas où les cellules sécrétrices sont éloignées de la surface.

Dans les cellules sécrétrices épidermiques, telles que celles des poils sécréteurs, la disposition est un peu différente. Un poil sécréteur de Ciste (fig. 14), se termine par une cellule sécrétrice *s* dont la turgescence n'est équilibrée que du côté du poil, en *p;* partout ailleurs, le liquide intérieur tend à être rejeté à travers la membrane. Mais les parois extérieures de toutes les cellules épidermiques sont formées d'une partie interne *m* en cellulose perméable et d'une couche superficielle *c* qui est la cuticule imperméable. La matière sécrétée traverse la couche de cellulose, mais est arrêtée par la cuticule. La pression exercée directement sur la cuticule la distend et la sépare de la couche de cellulose. Il se forme ainsi, en dessous de la cuticule, une sorte de poche dans laquelle s'accumule la matière sécrétée *h*.

Cette disposition répond à la double nécessité d'évacuer l'huile en dehors des cellules sécrétrices tout en maintenant autour de celles-ci la cuticule qui les préserve d'une transpiration trop intense.

Les cellules sécrétrices isolées et les laticifères, qui sont entourés de toute part de cellules vivantes turgescentes, ne déversent pas leurs produits à l'extérieur. Aussi, dans ce cas, la fonction d'élimination est beaucoup moins évidente, et l'on s'est demandé si les substances sécrétées n'étaient pas, au moins en partie, destinées à être utilisées plus tard. Dans les

canaux et les poils sécréteurs, il y a au contraire nettement excrétion, élimination d'une matière désormais inutilisable.

Formation des thylles. — On peut la rattacher à la turgescence des cellules. On sait qu'on appelle *thylles* des sortes de bourgeonnements parenchymateux que l'on voit quelquefois dans la cavité des vaisseaux du bois ; en section transversale le vaisseau paraît rempli de cellules. Dans les vaisseaux jeunes, les thylles n'existent pas. Ils proviennent des cellules parenchymateuses voisines. La paroi qui sépare un vaisseau d'une cellule présente toujours par endroits ce qu'on appelle des ponctuations, petites places suivant lesquelles la membrane reste mince et non lignifiée. C'est par cette partie mince que la cellule parenchymateuse bourgeonne dans la cavité du vaisseau. Ces bourgeons peuvent ensuite se cloisonner ou se souder à d'autres bourgeons issus d'autres ponctuations; il en résulte l'aspect d'un tissu parenchymateux.

On comprend la cause de cette formation ; la membrane mince de la ponctuation, encore vivante et flexible, est soumise d'un côté à la turgescence de la cellule, de l'autre côté à la pression faible, le plus souvent même négative, du vaisseau ; elle est donc portée à s'accroître du côté du vaisseau.

BIBLIOGRAPHIE DES CHAP. IV, V ET VI

BONNIER. — *Recherches sur la transmission de la pression à travers les plantes vivantes.* (Rev. gén. de Bot. t. V, 1893.)

BONNIER. — *Les nectaires.* (Ann. des sc. nat. Bot. 6e série, tome VIII, 1879.)

DIXON. — *Transpiration and the ascent of Sap.* (Progressus rei botanicæ, t. III, 1909) ; renferme l'historique.

EWART. — *The ascent of Water in Trees* (Phil. trans. of the roy. Soc. of London, Série B. vol. 198, 1906 et vol. 199, 1908.)

LECLERC DU SABLON. — *Sur le mécanisme de la circulation de l'eau dans les plantes.* (Rev. gén. de Bot., t. XXII, 1910).

STRASBURGER. — *Ueber das Saftsteigen.* Iéna, 1893.

CHAPITRE VII

TRANSPIRATION

Mesure de la transpiration. — On réserve, en Botanique, le nom de transpiration au dégagement de vapeur d'eau qui a lieu à la surface des plantes. Ce mot n'a donc pas le même sens que lorsqu'il s'agit des animaux ; il désigne chez ceux-ci l'émission d'eau aussi bien à l'état liquide qu'à l'état gazeux. Pour étudier la transpiration, il est de la plus haute importance de pouvoir mesurer avec précision la quantité de vapeur émise pendant un temps donné par une plante donnée. Les procédés employés se rattachent à trois méthodes :

1° On recueille la vapeur d'eau dégagée et on la pèse sous forme d'eau liquide.

2° On mesure la perte de poids de la plante pendant un temps donné, et on admet que c'est précisément le poids de la vapeur d'eau transpirée pendant le même temps.

3° On mesure la quantité d'eau absorbée par la plante pendant un temps donné, et on admet que

c'est la même quantité qui est transpirée pendant le même temps.

La première méthode a été employée par Hales qui enfermait une branche verte tenant encore à l'arbre dans un ballon de verre exposé au soleil ; la vapeur d'eau émise par la feuille se condensait sur les parois du ballon et se rassemblait à la partie inférieure; on pouvait la recueillir et la peser. Mais c'est là un procédé assez grossier. On le rend plus précis en plaçant, à l'intérieur du récipient fermé où est la plante, du chlorure de calcium avide d'eau. L'augmentation de poids du chlorure donne le poids de l'eau transpirée.

Pour apprécier la transpiration d'après la perte de poids de la plante, il faut être sûr qu'il n'existe aucune cause importante de perte de poids autre que la transpiration. Dans le cas d'une plante en pot, on doit empêcher l'évaporation, soit sur les parois du pot, soit à la surface de la terre. Si l'on emploie une plante ou un fragment de plante dont la base trempe dans l'eau renfermée dans un tube de verre, il suffit d'ajouter au-dessus de l'eau une mince couche d'huile. La perte de poids de l'appareil tout entier n'est alors due qu'à la transpiration. On néglige bien entendu les variations de poids provenant des échanges gazeux relatifs à la respiration et à l'assimilation du carbone et qui ont une importance quantitative bien moindre. Cette méthode a sur la précédente l'avantage que les plantes en expérience, n'étant pas sous une cloche, se trouvent dans des conditions plus voisines des conditions naturelles.

L'appareil dont on se sert pour évaluer la transpiration d'après l'absorption se compose d'un tube gradué mince, presque capillaire, dont une extrémité recourbée et élargie est disposée de telle sorte qu'on puisse y mastiquer une branche dont la section

est ainsi plongée dans l'eau qui remplit le tube. L'eau perdue par les feuilles est remplacée dans la branche par l'eau puisée dans le tube, et celle-ci peut être aisément mesurée si l'on suit dans la partie graduée de l'appareil le déplacement de l'extrémité de la colonne liquide.

Pour que les résultats de cette méthode soient exacts, il est nécessaire que l'eau transpirée soit égale en quantité à l'eau absorbée ; on peut le vérifier en constatant que la branche n'a pas changé de poids. L'expérience montre que lorsqu'un régime est établi le poids reste constant. Il n'en est plus ainsi lorsqu'il y a des variations très fortes dans la transpiration ; l'eau transpirée est plus abondante que l'eau absorbée si la transpiration augmente ; c'est l'inverse si la transpiration diminue.

Lorsqu'on compare les mesures faites sur plusieurs plantes, on les rapporte au même poids ou à la même surface de feuilles ; et on appelle intensité de la transpiration le poids d'eau transpirée pendant une heure par un gramme de feuilles ou bien par une surface d'un décimètre carré. On constate alors que l'intensité de la transpiration est extrêmement variable, non seulement suivant les espèces, mais pour une même espèce suivant les circonstances. C'est ainsi que des feuilles peuvent perdre en une heure une quantité d'eau, soit à peu près nulle, soit presque égale à leur poids.

Rôle des stomates et de la cuticule. — La partie externe de la membrane des cellules épidermiques en contact avec l'atmosphère est formée par la cuticule, mince couche de substance très peu perméable et ayant la composition du liège. Mais, de loin en loin, on voit deux cellules épidermiques d'une forme spéciale et qui laissent entre elles une ouverture : c'est un stomate. Par le stomate, l'air exté-

rieur se trouve ainsi en communication avec le système des lacunes qui existe dans toute l'étendue de la feuille.

La vapeur d'eau peut donc sortir de la feuille : 1° en passant par l'ouverture des stomates ; 2° en traversant la cuticule. Pour évaluer l'importance relative de ce qu'on peut appeler la transpiration stomatique et la transpiration cuticulaire, Garreau a comparé l'intensité transpiratoire des deux faces d'une même feuille ; il appliquait deux petites cloches égales, l'une sur la face supérieure, l'autre sur la face inférieure, et recueillait la vapeur d'eau avec du chlorure de calcium.

Lorsqu'il n'y avait de stomates qu'à la face inférieure, comme dans la feuille de Tilleul, la transpiration était beaucoup plus forte sur cette face. Au contraire, lorsqu'il y avait des stomates sur les deux faces, comme dans les feuilles de Belladone, le rapport de l'intensité transpiratoire était à peu près le même que celui du nombre des stomates. Ces expériences, corroborées par un grand nombre d'autres, montrent que la vapeur d'eau ne sort pas exclusivement par les stomates mais qu'elle sort d'autant plus vite qu'il y a plus de stomates. La transpiration cuticulaire, beaucoup plus faible que la transpiration stomatique, n'est pas absolument nulle.

Les stomates sont en général ouverts pendant la journée et fermés, ou presque fermés, pendant la nuit ; cette règle admettant d'ailleurs un grand nombre d'exceptions. On s'est demandé si le degré d'ouverture des stomates n'avait pas d'influence sur l'intensité de la transpiration. Or il est facile de constater que des feuilles peuvent avoir une transpiration intense avec des stomates presque fermés et nulle avec des stomates ouverts ; d'autre part, on a calculé que, par l'ouverture très étroite de ce qu'on

appelle un stomate fermé, il peut passer une quantité de vapeur correspondant à une transpiration très intense. Bien que la vapeur d'eau sorte surtout par les stomates, il ne semble donc pas qu'il y ait un rapport quelconque entre l'intensité de la transpiration et le degré d'ouverture des stomates.

Variations diurnes. — En mesurant la transpiration d'une plante aux diverses heures de la journée, on constate des variations très étendues. Ordinairement la transpiration est très faible ou même à peu près nulle pendant la nuit, elle augmente ensuite pendant la matinée, passe par un maximum entre midi et trois heures, puis diminue jusqu'à la nuit. Cette marche régulière de la transpiration suppose bien entendu que le temps ne change pas et que les conditions extérieures restent normales.

Il est naturel de supposer une relation de cause à effet entre les variations diurnes des conditions extérieures et les variations correspondantes de la transpiration. Pour confirmer et préciser cette supposition, il est nécessaire d'isoler ces conditions dont les principales sont l'état hygrométrique, la température et la lumière. Pour cela, nous étudierons l'influence des variations de chacune de ces conditions lorsque les autres restent constantes. Nous ferons varier : 1° l'état hygrométrique, avec une température et un éclairement invariables ; 2° la température, avec un état hygrométrique et un éclairement invariables ; 3° l'éclairement, avec un état hygrométrique et une température invariables.

On peut cependant montrer que la périodicité de la transpiration ne dépend pas uniquement et directement de la périodicité des conditions extérieures. Si en effet on maintient une plante pendant plusieurs jours dans des conditions invariables, par exemple dans une chambre obscure où la température et l'état

hygrométrique restent constants, on constate néanmoins que la transpiration varie ; les courbes de variation, bien que beaucoup moins accidentées que dans les conditions naturelles, ont la même forme, avec un maximum peu élevé après midi. Ce maximum va d'ailleurs en s'atténuant à mesure que l'expérience se prolonge. Il y a donc ce qu'on pourrait appeler une périodicité acquise ; et nous pouvons déjà prévoir que les conditions physiques extérieures ne suffiront pas pour expliquer les variations de la transpiration, comme elles suffisent pour expliquer celles de l'évaporation.

Influence de l'état hygrométrique. — Comme on pouvait le prévoir, l'état hygrométrique de l'atmosphère agit sur la transpiration des plantes dans le même sens que sur l'évaporation ; toutes choses égales d'ailleurs, plus l'atmosphère est sèche, plus la transpiration est intense. Il y a cependant une différence entre les deux cas.

Dans une atmosphère saturée, l'évaporation est arrêtée tandis que la transpiration continue et peut même être très intense. Ainsi lorsqu'on expose au soleil une cloche sous laquelle se trouve une plante, on voit l'eau ruisseler sur les parois de la cloche. Le fait que l'eau se condense prouve que l'atmosphère de la cloche est saturée, et le fait que la condensation est continue prouve que la transpiration a lieu dans l'atmosphère saturée. Pour expliquer ce phénomène qui paraît paradoxal, il faut tenir compte des températures.

La température d'une feuille, surtout d'une feuille exposée au soleil, est toujours un peu plus élevée que la température ambiante, d'abord à cause des réactions exothermiques qui ont lieu dans toutes les cellules vivantes, puis parce que les tissus verts absorbent et transforment en chaleur une certaine

proportion des radiations solaires qui les traversent. Or lorsqu'on dit que l'atmosphère de la cloche est saturée, on veut dire qu'elle est saturée pour la température des parois de la cloche; mais elle ne saurait l'être pour la température plus élevée de la plante. La plante transpire donc dans une atmosphère qui n'est pas saturée pour la température de ses propres tissus mais seulement pour la température plus basse de l'air qui l'entoure et de la cloche. La vapeur émise dans cette atmosphère saturée devra donc se condenser, et elle se condense en effet sur les parois de la cloche qui sont plus froides que les feuilles.

C'est donc une véritable distillation qui se produit de la plante chaude vers la cloche froide, et la distillation sera d'autant plus active que la différence de température sera plus grande entre la plante et la cloche; lorsqu'on refroidit la cloche avec de la glace, on voit la condensation augmenter. Si l'on pouvait maintenir la plante, l'atmosphère et la cloche à la même température, l'émission d'eau par la plante serait suspendue.

Si de l'eau se trouvait dans les mêmes conditions que la feuille, c'est-à-dire à une température supérieure à celle de l'atmosphère saturée et des parois de la cloche, l'évaporation se produirait à la surface libre. Il n'y a donc pas, à ce point de vue, de différence entre la transpiration et l'évaporation; dans les deux cas, la vapeur d'eau ne se forme qu'en conformité des lois de la physique.

Influence de la température. — Dans les conditions ordinaires de la végétation, la transpiration est beaucoup plus intense lorsque la température est plus élevée; mais, le plus souvent, l'éclairement augmente à mesure que la température s'élève. Pour isoler l'influence de la température, il faut main-

tenir l'éclairement constant, et pour cela le moyen à la fois le plus sûr et le plus facile consiste à opérer à l'obscurité.

Prenons donc deux feuilles vertes de *Pelargonium* comparables, c'est-à-dire qui transpirent de la même façon si elles sont dans les mêmes conditions ; mettons la base du pétiole dans un tube renfermant de l'eau surmontée d'une couche d'huile, puis plaçons l'une dans une étuve à 34°, l'autre dans une étuve à 22°, l'atmosphère des étuves étant maintenue aussi sèche que possible par du chlorure de calcium. Au bout d'une heure, le poids de l'eau transpirée est égal à 10,3 °/₀ du poids de la feuille dans le premier cas, et à 3,2 °/₀ dans le second. La température a donc une influence considérable.

Lorsque la température est très basse, inférieure à 0°, la transpiration est très faible, mais sensible néanmoins ; on en a constaté l'existence même à — 10° ; elle augmente à mesure que la température s'élève, et cela aussi longtemps que la plante en expérience se trouve dans un état normal. Il n'y a donc pas, comme pour la plupart des fonctions, une température optima, c'est-à-dire une température moyenne pour laquelle le phénomène a la plus grande intensité.

On peut se demander si l'influence de la température est la même sur la transpiration que sur l'évaporation considérée comme un simple phénomène physique. Dans ce dernier cas, les quantités de vapeur d'eau évaporée aux diverses températures sont proportionnelles aux tensions maxima de la vapeur pour les températures correspondantes. La tension maxima est de $39^{mm},5$ à 34° et de $19^{mm},6$ à 22°. Le rapport est égal à 2, inférieur au rapport des transpirations qui est $10,3 : 3,2 = 3,2$. L'influence d'une élévation de température est donc, dans

cette expérience, plus grande sur la transpiration que sur l'évaporation.

La relation entre la température et l'évaporation est invariable, comme la marche de tous les phénomènes physiques. En est-il de même dans le cas de la transpiration? Lorsque la transpiration a une intensité moyenne et que les conditions sont telles que l'eau perdue peut être facilement remplacée par l'eau absorbée, l'influence de la chaleur s'exerce avec une certaine régularité, et une élévation de température augmente la transpiration plus que l'évaporation. Mais il n'en est pas de même si la transpiration devient intense ou l'absorption difficile. L'influence de la température peut alors être moindre sur la transpiration que sur l'évaporation. On a même constaté quelquefois que le sens de la variation était renversé et qu'une élévation de température déterminait, toutes les autres conditions extérieures, étant égales, une réduction de la transpiration.

On ne doit pas en conclure bien entendu qu'il n'y a pas de règle, mais seulement qu'une des conditions du phénomène nous échappe. Les conditions extérieures sont insuffisantes pour expliquer la marche de la transpiration; on verra dans le chapitre suivant qu'il faut avoir recours à certaines conditions intérieures.

Influence de la lumière. — Il est difficile de faire varier l'éclairement en laissant la température constante. La chose est faisable lorsqu'on passe de l'obscurité à la lumière diffuse, mais devient à peu près impossible si on emploie la lumière solaire qui entraîne toujours avec elle une élévation de température. Dans tous les cas, il faut noter les variations de température et en tenir compte dans l'interprétation des résultats.

Pour le moment, je ne m'occuperai que des feuilles

vertes, et je citerai d'abord une expérience de Wiesner faite sur de jeunes pieds de Maïs cultivés dans une solution nutritive. La quantité de vapeur d'eau dégagée en une heure et par décimètre carré était de 97 milligrammes à l'obscurité, de 114 milligrammes à la lumière diffuse et de 785 milligrammes au soleil; les conditions de température étant aussi semblables que possible dans les trois cas. Toutefois, il n'a pas été tenu compte de l'élévation de température des tissus due à l'insolation. La conclusion de cette expérience est que la lumière diffuse accélère la transpiration, mais beaucoup moins que la lumière solaire directe.

Des expériences différentes ont été faites sur des feuilles de *Pelargonium* séparées de la tige, la base du pétiole étant trempée dans l'eau. Deux feuilles comparables, maintenues à 23° et exposées l'une à la lumière diffuse du laboratoire et l'autre à l'obscurité, ont dégagé, en une heure, une quantité de vapeur d'eau égale, pour la première à 5,7 °/₀ de son poids et pour la seconde à 5,0 °/₀. L'influence accélératrice de la lumière diffuse est donc sensible mais pas très forte, comme dans les expériences de Wiesner.

Pour avoir l'influence de la lumière solaire, on compare deux feuilles placées l'une et l'autre en plein air, la première recevant directement les rayons solaires, la seconde étant à l'ombre d'une grande planche. Au soleil, la température marquée par un thermomètre à mercure était 30°, et la feuille transpirait en une heure 52 °/₀ de son poids. A l'ombre la température était de 25°, et la feuille transpirait 26 °/₀ de son poids. L'influence de l'insolation est donc considérable mais moindre cependant que dans les expériences de Wiesner.

L'influence de la lumière à ses différents degrés

marque une différence nette entre la transpiration et l'évaporation; elle est toujours sensible, quelquefois même très grande, sur la transpiration et nulle sur l'évaporation.

Plantes vertes et plantes sans chlorophylle. — On a attribué à la présence de la chlorophylle un rôle prépondérant dans l'influence de la lumière sur la transpiration. Cette opinion était fondée sur des expériences de Wiesner faites en même temps sur des plantes vertes et sur des plantes sans chlorophylle. On opère sur des pieds de Maïs qui ont été cultivés dans une liqueur nutritive, les uns à la lumière et les autres à l'obscurité, les derniers étant par conséquent dépourvus de chlorophylle. Dans les deux cas, on mesure la quantité de vapeur dégagée, en une heure et par décimètre carré, à l'obscurité, à la lumière diffuse et à la lumière solaire.

	Obscurité.	Lumière diffuse.	Lumière solaire.
Maïs sans chlorophylle.	106 mgr	112 mgr	290 mgr
Maïs vert.	97 mgr	114 mgr	785 mgr

L'influence de la lumière solaire est beaucoup plus grande sur les plantes vertes que sur les plantes sans chlorophylle. Cette différence est-elle due à la présence de la chlorophylle? Il faut d'abord voir si elle est générale et s'observe dans tous les cas.

On peut faire l'expérience avec des feuilles de *Pelargonium* de la manière qui a été indiquée plus haut. Il existe en effet des variétés cultivées à feuilles panachées qui produisent quelquefois des feuilles entièrement blanches bien qu'elles se soient développées à la lumière. En opérant en même temps sur une feuille sans chlorophylle et sur une feuille complètement verte on obtient le résultat suivant. La quantité d'eau transpirée en une heure est

rapportée à 100 grammes de feuilles et indiquée à la dernière colonne :

Feuilles vertes . . .	Soleil. . . .	30°	52 °/₀
	Ombre . . .	25°	26 °/₀
Feuilles blanches. .	Soleil. . . .	30°	35 °/₀
	Ombre . . .	25°	19 °/₀

Dans ce cas, l'influence de la lumière solaire est donc à peine plus forte pour les feuilles vertes que pour les autres. D'ailleurs, d'autres expériences faites avec les mêmes feuilles ou des feuilles similaires indiquent une influence de la lumière un peu plus forte sur les plantes sans chlorophylle que sur les plantes vertes. On peut dire que l'influence est la même dans les deux cas. Ce n'est donc pas uniquement à la présence de la chlorophylle qu'il faut attribuer l'augmentation énorme de transpiration obtenue par Wiesner avec des plantes vertes.

On peut se demander comment la chlorophylle qui se trouve à l'intérieur de la cellule pourrait agir sur la transpiration qui se produit à la surface externe. La seule explication possible, et qui a été proposée par Wiesner, est que la chlorophylle absorbe les radiations solaires et les transforme en chaleur qui élève la température de la plante. La lumière n'agirait donc qu'en élevant la température.

Il est facile de se rendre compte, avec une certaine approximation, de l'élévation de température déterminée par l'absorption des rayons solaires dans les plantes vertes. On compare les températures marquées par trois thermomètres exposés au soleil, l'un directement, le second entouré d'une feuille sans chlorophylle, le troisième entouré d'une feuille verte. Après une demi-heure d'insolation, le premier thermomètre marque 25°, le second 27° et le troisième 28°,5. L'échauffement de la feuille verte est supé-

rieur à celui de la feuille blanche, mais pas de beaucoup. On ne peut pas attribuer à une différence de température aussi faible une influence considérable sur la transpiration.

En somme, l'expérience ne démontre pas que la chlorophylle joue un rôle prépondérant dans l'augmentation de la transpiration à la lumière. S'il y a des cas où l'influence de la lumière est plus forte sur les feuilles vertes que sur les feuilles sans chlorophylle, il y en a d'autres où c'est l'inverse. On retrouve là encore des irrégularités qui laissent supposer que la transpiration peut être modifiée par des causes autres que les conditions extérieures.

Insuffisance des conditions extérieures. — Il est absolument impossible d'expliquer les variations de la transpiration par l'influence des conditions extérieures. Cela résulte des expériences mêmes de Wiesner qui cependant paraissait croire au rôle exclusif de cette influence. Wiesner mesure, à la lumière, la transpiration d'un pied de Maïs vert venant de l'obscurité et soumis pendant toute l'expérience à des conditions invariables, la température étant constante et la lumière également. La quantité d'eau transpirée, qui était de 335 milligrammes pendant la première demi-heure, diminue peu à peu et n'est plus que de 156 milligrammes pendant la cinquième demi-heure. La transpiration varie donc, toutes les conditions extérieures étant égales. On peut en donner d'autres exemples.

Une feuille verte de *Pelargonium* est exposée au soleil à 31° de 8 h. 45 à 10 h. 45; elle transpire par heure 61 °/₀ de son poids. La même feuille exposée le même jour au soleil de 2 heures à 4 heures, à une température moyenne de 34° plus élevée que le matin, a transpiré par heure seulement 15 °/₀ de son poids. La transpiration a diminué alors que les

conditions étaient devenues plus favorables. Il existe donc une cause de variation inhérente à la plante même et qui, dans ce cas, agit en sens inverse de la température. Il est vraisemblable que cette cause est liée à la vie même de la plante.

Prenons en effet deux pieds de *Sedum* aussi comparables que possible; tuons-en un en le laissant séjourner quelques minutes dans l'eau bouillante. Puis étudions comparativement leur transpiration.

Au soleil à 40°, le	*Sedium*	mort transpire	10 °/₀.
—	—	vivant —	2 °/₀.
A l'ombre à 25°,	—	mort —	4 °/₀.
—	—	vivant —	0,7 °/₀.

Au soleil, le *Sedum* mort, qui transpire par heure 10 °/₀ de son poids, a donc une transpiration cinq fois plus intense que le *Sedum* vivant qui en transpire seulement 2 °/₀. A l'ombre, le rapport est à peu près le même. La conclusion est que, toutes choses égales d'ailleurs, une plante morte dégage beaucoup plus de vapeur d'eau qu'une plante vivante. La vie a donc une action, et il semble que cette action consiste à retenir la vapeur d'eau. Il y a lieu de rechercher, dans la matière vivante même, dans le protoplasma, la cause qui détermine les variations de la transpiration indépendamment des conditions extérieures.

CHAPITRE VIII

RÔLE DE LA PERMÉABILITÉ

Evaporation et perméabilité. — La transpiration consiste essentiellement en une évaporation à la surface externe des cellules. Pour les cellules épidermiques, la surface externe est la surface même de la feuille recouverte par la cuticule; pour les cellules internes, c'est la partie de la membrane de cellulose qui est au contact du système de méats communiquant avec l'extérieur par l'ouverture des stomates. D'autre part, la réserve d'eau aux dépens de laquelle se fait la transpiration est constituée par le suc cellulaire renfermé dans la vacuole centrale. Pour arriver à la surface de la cellule, l'eau du suc cellulaire doit donc traverser d'abord le protoplasma, puis la membrane de cellulose. L'intensité de la transpiration dépendra donc : 1° des circonstances qui agiront sur l'évaporation à la surface des cellules ; 2° de la vitesse plus ou moins grande avec laquelle l'eau passera de la vacuole à la surface externe.

Une fois que l'eau est arrivée à la surface des cellules, on comprend difficilement que son évaporation

soit soumise à des lois autres que les lois de la physique. Mais le passage, depuis la vacuole jusqu'à la surface, dépend du degré de perméabilité du protoplasma. Or nous savons que cette perméabilité est variable, non seulement suivant les plantes et les organes, mais aussi, pour une même cellule, suivant les circonstances. Nous devons donc considérer comme probable que les circonstances qui influent sur la perméabilité du protoplasma influeront également sur la transpiration. Nous pourrons peut-être ainsi avoir l'explication de certains faits qui nous ont paru obscurs.

Nous allons donc examiner successivement les causes qui, directement ou indirectement, peuvent modifier la perméabilité du protoplasma et nous verrons la répercussion qu'elles ont sur la transpiration.

Influence de la chaleur et de la lumière. — La chaleur accélère l'évaporation suivant une loi déterminée qui s'applique à l'eau arrivée à la surface d'une cellule. D'autre part, nous savons qu'une élévation de température augmente la perméabilité du protoplasma. Donc, à une température plus élevée, l'eau arrivera plus vite à la surface de la cellule et s'y évaporera plus vite. C'est une double raison pour que la transpiration soit plus intense. Nous ne devons donc pas nous étonner si, comme le montre l'expérience, une élévation de température a plus d'influence sur la transpiration que sur l'évaporation.

Il est cependant des cas où la transpiration diminue lorsque la température s'élève. Ainsi par exemple, une feuille verte de *Pelargonium*, exposée au soleil à 30° de 9 heures à 10 heures, transpire 52 °/₀ de son poids; de 10 heures à 11 heures, la même feuille exposée au soleil à une température supérieure, 33°, ne transpire que 38 °/₀ de son poids. Ce résultat ne peut tenir qu'à une réduction de la quantité d'eau

arrivée à la surface de la cellule. L'explication la plus rationnelle, et qui est confirmée par une expérience qui sera exposée un peu plus loin (p. 125), est que, sous l'influence de la transpiration très intense qui a eu lieu de 9 heures à 10 heures, il y a eu un commencement de dessiccation des tissus où l'eau absorbée ne pouvait venir assez vite remplacer l'eau transpirée. Le protoplasma contracté a laissé sortir plus difficilement l'eau du suc cellulaire et la surface externe de la cellule a été imprégnée d'une quantité d'eau moindre. L'évaporation y a donc été plus faible, bien que la tension de la vapeur d'eau ait augmenté. Remarquons aussi que la concentration plus grande du suc cellulaire est une nouvelle raison pour que l'eau sorte plus difficilement de la vacuole.

La lumière n'a pas d'influence sur l'évaporation, mais nous savons qu'elle augmente la perméabilité du protoplasma. Il est donc naturel que la transpiration soit plus intense à la lumière qu'à l'obscurité, non pas parce que la tension de la vapeur d'eau est plus forte à la surface des cellules, mais parce que l'eau y arrive en plus grande abondance.

Si, au moins dans certains cas, la lumière solaire augmente plus la transpiration des plantes vertes que celle des plantes sans chlorophylle, cela peut être considéré comme la conséquence d'une adaptation très utile. On sait en effet que les tissus sans chlorophylle et les tissus verts maintenus à l'obscurité sont le siège des seuls échanges gazeux de la respiration, relativement peu considérables. Les tissus verts exposés à la lumière, au contraire, non seulement respirent, mais assimilent le carbone de l'atmosphère, et cette dernière fonction comporte des échanges gazeux beaucoup plus importants. Une perméabilité plus grande du protoplasma est donc alors utile, et on ne doit pas s'étonner qu'elle se produise. Une

grande perméabilité du protoplasma est nuisible d'une façon générale; le fait qu'elle n'est réalisée que dans les circonstances particulières où elle est utile à une fonction déterminée doit donc être considérée comme une adaptation favorable.

Je ne veux pas dire bien entendu que le protoplasma des cellules vertes devient plus perméable à la lumière *parce que* cela est utile pour l'assimilation. Je constate seulement que le protoplasma devient plus perméable au moment où cela est le plus utile, sans établir entre ces deux faits une relation de cause à effet. L'adaptation est incontestable, mais on en ignore le mécanisme.

Les plantes sans chlorophylle au contraire n'assimilent pas le carbone de l'air et par conséquent n'ont pas besoin d'un protoplasma plus perméable lorsqu'elles sont exposées à la lumière; on ne doit donc pas s'étonner si elles n'ont pas été l'objet de la même adaptation que les plantes vertes. C'est ce que Wiesner a constaté sur les pieds de Maïs étiolés.

Mais alors comment se fait-il que des feuilles sans chlorophylle, développées à la lumière, comme on en trouve dans certaines variétés de Lierre ou de *Pelargonium* réagissent vis-à-vis de la lumière solaire comme les feuilles vertes? Dans ce cas, l'adaptation qui n'avait d'utilité que pour les feuilles vertes existe également chez les feuilles incolores. Ces feuilles ont en effet subi, pendant leur développement, exactement les mêmes influences que les feuilles vertes et leur structure, à la chlorophylle près, est la même. Il n'est donc pas étonnant que les membranes protoplasmiques aient les mêmes propriétés.

D'ailleurs tous ces raisonnements plus ou moins finalistes n'ont en eux-mêmes aucune importance; ils ne peuvent avoir d'intérêt que pour montrer après coup le sens des faits observés. Ce sont plutôt des

moyens mnemotechniques que des explications. On doit d'abord constater les faits ; on y ajoute ensuite les réflexions qui paraissent intéressantes. Dans le cas actuel, le fait général est que la perméabilité du protoplasma des cellules vertes augmente beaucoup à la lumière solaire ; et on peut remarquer que c'est un fait utile. Chez les plantes sans chlorophylle, l'influence de la lumière est variable : quelquefois la même que chez les plantes vertes, elle est souvent bien moindre. Ce qu'il faut retenir, c'est qu'il n'y a aucune relation de cause à effet entre la présence de la chlorophylle d'une part, et l'augmentation de la transpiration à la lumière d'autre part.

Commencement de dessiccation. — Nous allons maintenant examiner un certain nombre de circonstances qui paraissent de nature à diminuer la perméabilité du protoplasma et nous verrons l'effet qu'elles produisent sur la transpiration. Prenons par exemple deux lots comparables de feuilles vertes de Lierre. Le lot A est pesé et maintenu le pétiole dans l'eau de façon à ce que l'absorption et par conséquent la transpiration restent normales. Les feuilles du lot B sont pesées de la même façon, mais elles sont ensuite exposées à l'air sec et à la lumière pendant 10 minutes, sans que le pétiole soit trempé dans l'eau. Pendant ce temps, il y a donc transpiration sans absorption correspondante ; les feuilles subissent un commencement de dessiccation. On les pèse ensuite et on constate une diminution de poids égale à la perte d'eau par transpiration. A 9 h. 15, les feuilles B pesaient 3 gr. 744 ; à 9 h. 25, elles ne pesaient plus que 3 gr. 525, la perte du poids était donc de 0 gr. 219.

On laisse ensuite les feuilles A et les feuilles B transpirer pendant une 1 heure dans les mêmes conditions, le pétiole des feuilles B ayant été remis dans

l'eau. On constate que pendant cette heure les feuilles A ont transpiré une quantité d'eau égale à 37 °/₀ de leur poids et les feuilles B une quantité égale seulement à 7 °/₀. Après l'expérience, à 10 h. 15, on repèse les feuilles A et les feuilles B. Les données de l'expérience sont résumées dans le tableau suivant :

	Poids à 9 h. 15.	Poids à 9 h. 25.	Transpiration de 9 h. 25 à 10 h. 25.	Poids à 10 h. 25.
A. . . .	2 gr 032	2 gr 032	37 °/₀	2 gr 030
B. . . .	3 gr 744	3 gr 525	7 °/₀	3 gr 560

On ne peut attribuer la différence énorme de transpiration des deux lots de feuilles placées dans les mêmes conditions qu'au traitement différent que ces feuilles ont subi avant l'expérience. Les feuilles A sont dans des conditions normales. Les feuilles B ont été partiellement desséchées ; leurs vacuoles ont perdu une certaine quantité d'eau qui n'a pas été remplacée par l'absorption. Il en est résulté une contraction du protoplasma dont la perméabilité a été ainsi vraisemblablement diminuée, et c'est à cette diminution que l'on doit attribuer la réduction de la transpiration des feuilles.

La pesée faite après l'expérience montre que la contraction du protoplasma due à un commencement de dessiccation persiste même après qu'on a rétabli l'absorption. De 9 h. 25 à 10 h. 25, les feuilles B qui avaient leur pétiole dans l'eau n'ont en effet récupéré qu'une très faible partie de l'eau qu'elles avaient perdu de 9 h. 15 à 9 h. 25.

Nous pouvons maintenant comprendre les irrégularités observées au sujet de l'influence de la température sur la transpiration. Si une plante, exposée au soleil à une température élevée, transpire moins

pendant la seconde heure que pendant la première, cela tient à ce que, pendant la première heure, la perte d'eau a été supérieure à l'absorption; il en est résulté une contraction du protoplasma qui a ralenti la transpiration.

Cette explication est sûrement valable dans certains cas, mais elle n'est pas toujours suffisante. On a vu dans une expérience de Wiesner (p. 119), qu'un pied de Maïs qui passe de l'obscurité à la lumière artificielle du gaz transpire de moins en moins, et que la transpiration ne devient constante qu'au bout de deux heures. Il est peu probable que dans ce cas la transpiration ait été supérieure à l'absorption. Il faut admettre, et c'est là simplement une manière d'exprimer les faits observés, que l'influence de la lumière sur la perméabilité, d'abord relativement forte, s'est atténuée peu à peu, puis est devenue constante. Cette interprétation est corroborée par un grand nombre de phénomènes similaires.

Commencement de plasmolyse. — Une autre expérience consiste à prendre trois lots A, B, C de feuilles vertes de Lierre, aussi comparables que possible. Le pétiole des feuilles A est plongé dans l'eau pure, celui des feuilles B dans une solution de saccharose à 6 %, celui des feuilles C dans une solution de nitrate de potassium à 2 %. Puis, ces feuilles sont placées toutes dans les mêmes conditions extérieures. De 3 heures du soir au lendemain 11 heures, elles ont été exposées, tantôt à la lumière diffuse, tantôt à l'obscurité. La transpiration moyenne pendant ce temps, a été de 1,6 % pour A, de 1,2 % pour B, de 1,3 % pour C. Ensuite, de 11 heures à 2 heures, à la lumière, la transpiration moyenne a été de 9,1 % pour A, de 0, 8 % pour B, de 20 % pour C. Les données de l'expérience sont résumées dans le tableau suivant :

	Transpiration de 3 h. à 11 h.	Transpiration de 11 h. à 2 h.
A. Eau	1,6 °/₀	9,1 °/₀
B. Saccharose à 6 °/₀ . .	1,2 °/₀	0,8 °/₀
C. Nitrate à 2 °/₀	1,3 °/₀	20,1 °/₀

Comment peut-on interpréter ces résultats ? Pendant la première période, la transpiration de B et de C a été plus faible que la normale représentée par A. C'est que l'eau transpirée par B et C a été remplacée dans les vaisseaux, non plus par de l'eau pure, comme en A, mais par une solution ayant un pouvoir osmotique élevé. Il y aura donc une tendance à ce que les cellules parenchymateuses soient plasmolysées par cette solution. Leur protoplasma se contractera et deviendra moins perméable. De là une réduction de la transpiration. Un commencement de plasmolyse a donc produit le même effet qu'un commencement de dessiccation. Dans les deux cas, la contraction du protoplasma a eu comme conséquence une réduction de la transpiration.

Les résultats paraissent tout différents pendant la seconde période, de 11 heures à 2 heures. Les feuilles A présentent toujours la transpiration normale qui a augmenté à cause des conditions de température et d'éclairement. En B, la transpiration est très réduite parce que l'action plasmolysante de la solution absorbée a été d'autant plus forte que l'absorption a été plus prolongée. En C, la transpiration est beaucoup plus forte parce que la solution de nitrate est devenue toxique à la longue et a fini par tuer les cellules vivantes dans lesquelles elle a pénétré. Les feuilles C se conduisent donc comme des feuilles mortes ; elles ne transpirent plus à proprement parler, elles laissent échapper leur eau.

Il nous est d'ailleurs facile de comprendre pour-

quoi la transpiration devient beaucoup plus forte lorsque les feuilles meurent. On sait en effet que le protoplasma, plus ou moins semi-perméable tant qu'il est vivant, devient perméable lorsqu'il est mort. Nous trouvons là encore une relation constante de cause à effet entre la perméabilité plus ou moins grande du protoplasma et la transpiration plus ou moins intense.

Plasmolyse et transpiration. — Un nouvel argument tendant à montrer le rapport de cause à effet qui existe entre la perméabilité du protoplasma et la transpiration est tiré de l'étude des tissus dont les cellules se laissent plasmolyser facilement. On sait que lorsqu'une cellule peut être plasmolysée, et que le plasmolyse persiste, c'est que les membranes protoplasmiques sont semi-perméables ; d'autre part, les parois semi-perméables ne se laissent traverser que très lentement par l'eau. On peut donc prévoir que les organes où la plasmolyse est persistante auront en même temps une transpiration très faible.

Les organes à l'état de vie ralentie, tels que les tubercules de Betterave, bien que renfermant beaucoup d'eau, transpirent très peu et peuvent presque indéfiniment conserver leur eau. Or, ce sont précisément les meilleurs exemples pour l'étude de la plasmolyse ; la semi-perméabilité des membranes protoplasmiques y est presque complète. Parmi les feuilles à l'état de vie active, celles des plantes grasses sont celles qui transpirent le moins ; ce sont également celles ou la plasmolyse des cellules est le plus facile à obtenir. Dans une feuille ordinaire, ce sont les cellules épidermiques, surtout sur les poils, qui ont les membranes protoplasmiques les moins perméables ; ce sont aussi celles qui se dessèchent le moins vite.

Il y a donc un rapport constant entre le degré de perméabilité du protoplasma et l'intensité de la

transpiration. Moins le protoplasma est perméable, plus la transpiration est faible. Une faible perméabilité est une des propriétés essentielles du protoplasma vivant, une de celles qui le distinguent du protoplasma mort. La rétention de l'eau est donc une fonction physiologique du protoplasma.

Perméabilité et transpiration. — On voit la suite des idées qui nous ont amené à établir une relation de cause à effet entre les variations de la perméabilité du protoplasma et celles de la transpiration. Si l'on assimile simplement la transpiration à l'évaporation, on se trouve en présence de certaines particularités tout à fait inexplicables. Il y a donc une circonstance dont on ne tient pas compte. L'hypothèse que la perméabilité du protoplasma pourrait bien jouer un rôle est suggérée par la structure même de la cellule et la nécessité où se trouve l'eau du suc cellulaire de traverser le protoplasma pour alimenter la transpiration.

Un fois cette hypothèse faite, il faut la vérifier. Pour cela, nous avons passé en revue toutes les circonstances, telles que les changements de température ou d'éclairement, qui font varier la perméabilité du protoplasma et nous avons constaté qu'elles font en même temps varier la transpiration ; les choses se passent comme si une augmentation de la perméabilité était la cause déterminante d'une augmentation de transpiration. Nous sommes passés ensuite à l'examen d'autres circonstances que nous avons jugées de nature à influencer la perméabilité sans que cette influence ait été mesurée directement, et nous avons toujours vu qu'elles agissaient sur la transpiration dans le sens que l'on pouvait prévoir. Nous avons enfin constaté que dans tous les organes où la perméabilité était faible, la transpiration était en même temps peu intense.

Après ces diverses vérifications, on considère comme établi ce qui n'était qu'une hypothèse. Alors, par une pétition de principe ordinaire dans les sciences de la nature, on s'appuie sur l'hypothèse passée à l'état de loi pour expliquer les particularités qui paraissaient obscures. On peut ainsi interpréter très facilement certaines expériences de Wiesner.

Lorsqu'un pied de Maïs, venant de l'obscurité, est exposé à la lumière, nous avons vu (p. 119) que l'intensité de sa transpiration, d'abord relativement forte, diminue ensuite pendant un certain temps malgré l'invariabilité des conditions extérieures, puis demeure constante. Cela ne peut se comprendre que si la perméabilité, après avoir augmenté brusquement par suite du passage de l'obscurité à la lumière, a diminué ensuite jusqu'à devenir constante. Il s'est produit une sorte d'accoutumance qui a diminué l'action excitante de la lumière. Il n'est pas sans exemple, dans l'étude de la sensibilité des êtres vivants, de voir l'action d'une excitation constante se réduire progressivement sans raison apparente.

On connaît les expériences de Wiesner sur l'action que les radiations de réfrangibilité différente exercent sur la transpiration. Exposé successivement dans les diverses parties du spectre, un pied de Maïs dégage des quantités d'eau variables. Il y a un premier maximum dans le rouge et un second plus élevé dans le bleu. Comment expliquer ce résultat ? On ne connaît pas d'influence des radiations sur l'évaporation de l'eau ; d'autre part, l'élévation de température produite par les diverses parties du spectre, déjà insuffisante pour faire prévoir le maximum dans la lumière rouge, ne saurait justifier celui de la lumière bleue moins chaude. Il faut admettre que les variations de la transpiration ne sont que la manifestation des varia-

tions de la perméabilité sous l'influence des diverses radiations.

On a voulu voir dans cette expérience une confirmation du rôle de la chlorophylle dans la transpiration. Comme dans le cas de l'assimilation du carbone, les radiations seraient d'autant plus actives qu'elles sont plus absorbées par la chlorophylle. Mais, sans revenir sur ce qui a été dit de la difficulté d'établir un lien de cause à effet entre l'absorption des radiations par la chlorophylle et l'évaporation à la surface des cellules, on doit constater que l'action des radiations n'est pas la même dans le cas de l'assimilation du carbone que dans celui de la transpiration.

En somme, dans cette question comme dans beaucoup d'autres, les phénomènes paraissent obscurs et ne peuvent être expliqués directement. On fait alors une hypothèse suggérée par la structure même des plantes, et si l'on constate que tout les faits sont ainsi expliqués, c'est-à-dire rattachés à une loi, on en conclut que l'hypothèse est conforme à la réalité. Dans ce cas, l'hypothèse que la perméabilité des membranes est une condition essentielle de la transpiration est pleinement vérifiée par l'expérience. On admet alors qu'il y a une relation de cause à effet entre les variations de la perméabilité et les variations de la transpiration, non seulement dans les cas observés, mais dans tous les cas ; c'est la marche ordinaire du raisonnement inductif. Puis, la loi étant acceptée comme générale, chaque fois qu'on observera une variation de la transpiration qui ne sera pas conforme aux lois de l'évaporation, on l'attribuera à une variation de la perméabilité, le dégagement de vapeur d'eau étant en quelque sorte le signe extérieur du degré de perméabilité ; et l'on recherchera quelles peuvent être les causes des variations de perméabilité.

La transpiration se trouve ainsi rattachée à un

phénomène d'osmose. Les membranes que l'eau traverse avant d'arriver à la surface de la cellule sont de celles qui permettent aux forces osmotiques de se manifester. La vitesse de sortie de l'eau dépend non seulement de la perméabilité des membranes, mais encore de la turgescence qui la repousse et du pouvoir osmotique qui la retient. Si les membranes de la cellule étaient entièrement perméables, l'évaporation de l'eau à la surface des plantes aurait un tout autre caractère.

Évaporation et transpiration. — Nous pouvons maintenant, en connaissance de cause, comparer l'évaporation à la transpiration. L'évaporation est un phénomène physique soumis à certaines lois fixes. La transpiration est un phénomène double : l'eau du suc cellulaire traverse d'abord le protoplasma, puis s'évapore à la surface de la cellule. La seconde partie est entièrement comparable à l'évaporation, et soumise aux mêmes lois. La première, au contraire, a un caractère physiologique et dépend des propriétés du protoplasma vivant. On ne doit donc pas s'étonner si la marche de la transpiration n'a pas la régularité qui caractérise les phénomènes physiques. Le dégagement de vapeur d'eau à la surface des plantes est la résultante de deux ordres de causes ; les unes physiologiques qui règlent le passage de l'eau à travers le protoplasma, les autres physiques qui déterminent l'évaporation à la surface de la cellule.

CHAPITRE IX

INUTILITÉ DE LA TRANSPIRATION

Élimination d'eau. — Il y a peu de phénomènes qui aient donné lieu à des interprétations aussi diverses que la transpiration. Le point de départ de la plupart des opinions est que tout ce qui a une existence normale et générale est utile. De ce que toutes les plantes qui vivent dans l'air laissent échapper une certaine quantité de vapeur d'eau, on en a conclu que ce dégagement d'eau est utile, indispensable même. On a cherché ensuite à justifier cette idée préconçue par des arguments d'une valeur contestable.

La transpiration consistant essentiellement en un dégagement de vapeur d'eau, on a pensé que l'eau éliminée était inutile ou même nuisible, que c'était un *excès d'eau*. On admettait que le liquide absorbé par les racines était trop dilué et devait être concentré ; l'eau rejetée était comme un déchet des fonctions de nutrition.

Il n'y a aucune raison de croire que l'eau qui est transpirée est un excès d'eau. Aucun symptôme ne montre les plantes souffrant de pléthore aqueuse. Bien

au contraire, on les voit souvent qui manquent incontestablement d'eau et qui néanmoins continuent à transpirer au risque de se dessécher. Il suffit de se reporter au mécanisme de l'absorption de l'eau par les racines pour comprendre que normalement il ne saurait y avoir un excès d'eau dans les tissus. Les poils de la racine n'absorbent en effet de l'eau que lorsqu'ils en manquent ; s'ils sont saturés, l'absorption cesse. L'exemple des plantes aquatiques montre d'ailleurs que l'état de saturation n'est pas un mal.

Ce n'est que dans des conditions très particulières, lorsque les plantes saturées d'eau subissent un abaissement de température, qu'on peut dire qu'il y a un excès d'eau, la turgescence des cellules étant trop forte par rapport au pouvoir osmotique. Mais alors nous avons vu que l'excès est éliminé, non point par la transpiration, mais par la sudation, par l'émission d'eau à l'état liquide.

Absorption des sels. — On peut voir dans divers traités classiques formuler cette idée que la transpiration est utile et même indispensable à l'absorption des sels. Pour combler le vide résultant de l'évaporation à la surface des feuilles, les racines absorberaient en même temps l'eau du sol et les sels qu'elle tient en dissolution ; l'eau est ensuite éliminée et les sels restent. On expliquait de cette façon que des sels très peu abondants dans le sol pouvaient avoir dans les tissus une concentration supérieure. On voit comment cette manière de voir est liée à l'opinion qui considère l'eau transpirée comme un excès d'eau. Un liquide très dilué ne peut en effet laisser dans les tissus un résidu salin considérable que s'il traverse la plante en grande abondance.

Cette doctrine, qui a été longtemps classique, est fondée sur la croyance que les racines absorbent le liquide du sol tel qu'il existe, comme le ferait une

éponge; une racine absorberait un liquide très dilué si elle était plongée dans un liquide très dilué, et un liquide très concentré si elle était plongée dans un liquide très concentré.

Une pareille manière de voir ne tient aucun compte des lois de l'osmose. En étudiant le mécanisme de l'absorption, nous avons vu en effet que l'eau pouvait entrer dans les racines indépendamment des sels qu'elle tient en dissolution, et qu'inversement les sels peuvent entrer indépendamment de l'eau. L'absorption d'un sel est déterminée par le degré de concentration de ce sel à l'intérieur et à l'extérieur du poil absorbant. Un sel qui existe à une très faible concentration à l'extérieur peut être épuisé complètement par la racine sans qu'il y ait absorption simultanée d'eau. Il suffit pour cela que la concentration de ce sel soit maintenue constamment nulle à l'intérieur des tissus, et nous savons que cela a lieu pour les sels employés à la formation de la matière vivante, les seuls par conséquent que la plante ait intérêt à emprunter au sol.

Les sels pouvant être absorbés indépendamment de l'eau qui les tient en dissolution, on ne peut donc pas dire que l'appel d'eau déterminé par la transpiration soit nécessaire à l'absorption des sels. L'étude des plantes aquatiques vient d'ailleurs corroborer ce raisonnement. Chez ces plantes, la transpiration est nulle et l'absorption d'eau réduite au minimum; et cependant nulle part on ne trouve une proportion de matières minérales aussi considérable.

Ascension de la sève. — La transpiration est considérée comme une des causes principales de l'ascension de la sève. Le rôle de la transpiration à cet égard a été étudié plus haut. Il est incontestable que le courant qui parcourt le bois de l'extrémité des racines jusqu'aux feuilles a pour cause principale

l'évaporation à la surface des feuilles. Mais, en accélérant ou même en provoquant la circulation de l'eau, la transpiration ne fait que remédier au mal dont elle est la cause et satisfaire au besoin qu'elle a créé.

Si la transpiration était suspendue, les besoins de la plante en eau seraient infimes et pourraient être satisfaits sans difficulté à condition bien entendu que les racines plongent dans un sol suffisamment humide. Nous avons vu en effet (Ch. v) que les forces osmotiques, même si elles sont faibles, suffisent pour déterminer l'ascension de l'eau dans le bois à une hauteur indéfinie. Le mécanisme est tel que la circulation de l'eau vers un organe est automatiquement déterminée par le besoin en eau de cet organe. L'équilibre n'est établi et la circulation arrêtée que lorsque les cellules sont saturées. Si les cellules cessent d'être saturées pour une cause autre que la transpiration, à la suite d'une réaction chimique par exemple, elles peuvent recevoir l'eau qui leur est nécessaire sans le secours de la transpiration, par le seul jeu des forces osmotiques.

Si la transpiration est inutile à la circulation de l'eau, elle ne l'est pas moins à la circulation des sels. On ne peut que répéter à ce sujet ce qui a été dit pour l'absorption. Le passage d'un sel d'une cellule à l'autre est réglé uniquement par les différences de concentration dans les deux cellules. La cause principale, sinon unique, qui détermine l'afflux d'un sel vers un organe déterminé est l'utilisation de ce sel, c'est-à-dire son passage de l'état soluble à l'état insoluble ou colloïdal.

Sans la transpiration, la circulation des sels est possible, mais elle est très lente; elle est notablement accélérée par l'existence d'un courant rapide déterminé dans les vaisseaux par la transpira-

tion. On peut le vérifier par des mesures directes. On fait absorber par une plante une solution de nitrate de lithium à 2 0/0; puis, au bout d'un certain temps, on recherche à quelle hauteur dans la tige s'est élevé le sel. Pour cela, on brûle des rondelles de bois prises à différents niveaux; partout où le lithium est arrivé, on observe une flamme rouge caractéristique. On constate ainsi que le sel peut s'élever de 3 mètres par heure si la transpiration est active, et de 1 centimètre seulement si la transpiration est arrêtée.

Transpiration et synthèse organique. — C'est une opinion classique parmi les agronomes que le poids de la matière organique élaborée par une plante est en raison directe de la quantité d'eau transpirée. Divers auteurs ont cherché à établir expérimentalement une relation qui relie ces deux quantités. Dans les conditions où les expériences ont été faites, la formation de 1 gramme de matière sèche correspond à l'évaporation d'une quantité d'eau comprise entre 200 et 300 grammes.

Lorsque l'on constate ainsi un rapport constant entre deux phénomènes, on doit se demander si le parallélisme est dû à des causes profondes et si les deux phénomènes sont invariablement liés par une relation de cause à effet, ou s'il y a simplement coïncidence; et dans ce dernier cas, il y a lieu de rechercher la raison de la coïncidence.

Remarquons d'abord que la constance du rapport entre l'eau transpirée et la matière organique élaborée est loin d'être absolue. Dans une expérience de Hellriegel, un pied d'Orge cultivé en pot avec 1 gr. 640 de nitrate de calcium a formé 1 gramme de matière sèche pour 292 grammes d'eau transpirée; tandis que, pour un autre pied comparable mais cultivé sans nitrate, 1 gramme de matière sèche corres-

pond à 867 grammes d'eau transpirée, soit environ trois fois plus. D'une façon générale, la quantité de matière organique élaborée est d'autant plus grande, par rapport à un même poids d'eau transpirée, que la plante est plus vigoureuse. Dans une autre expérience due à Woodward, des pieds de Menthe cultivés les uns dans l'eau distillée, les autres dans l'eau ordinaire et les troisièmes dans l'eau ordinaire concentrée par l'évaporation, acquéraient un poids moins grand, à égalité d'eau transpirée, dans le premier cas que dans le second et dans le second que dans le troisième.

Les divergences deviennent encore plus grandes si on examine la même plante à divers états de son développement. Pendant la germination d'une graine, la jeune plantule transpire, et cependant le poids de la matière sèche diminue. Il en est de même pendant la seconde année de la végétation d'une plante bisannuelle ; la quantité de matière sèche diminue pendant la dernière phase de la végétation d'une Betterave bien que la transpiration se maintienne.

Je citerai une expérience de Schlœsing particulièrement intéressante parce qu'elle montre l'absence de relation fixe entre l'assimilation et la transpiration. Deux pieds de Tabac sont cultivés, l'un *A* sous cloche dans une atmosphère saturée ou presque saturée de vapeur d'eau, l'autre *B* à l'air libre relativement sec. Pendant les 30 jours qu'a durés l'expérience, le pied *A* a transpiré 7 litres d'eau et le pied *B* 23 litres. Néanmoins, l'assimilation a été plus intense en *A* qu'en *B*. Au commencement, les deux pieds étaient pareils ; à la fin, *A* renfermait 48 grammes de matière sèche et *B* 37 grammes seulement. On voit bien là qu'il n'y a aucun rapport entre la transpiration et l'assimilation.

On pourrait presque dire que cette conclusion était

évidente *a priori*, car si l'on étudie séparément les deux phénomènes, on voit qu'ils dépendent de conditions très différentes. L'assimilation est surtout fonction de l'éclairement et de l'absorption de certains sels ; la température et l'état hygrométrique n'ont sur elle que peu d'action et exercent au contraire une influence prépondérante sur la transpiration.

On peut dès lors s'expliquer facilement les différences observées. Dans l'expérience de Hellriegel, le pied d'Orge cultivé sans nitrate transpire relativement plus que celui à qui on fournit du nitrate parce qu'il est beaucoup moins vigoureux ; ses tiges et ses feuilles sont plus minces et ont par conséquent une surface plus grande par rapport au poids ; il est donc naturel que la transpiration, qui est proportionnelle à la surface, y soit, à poids égal, plus forte que sur les pieds plus vigoureux. Dans l'expérience de Schlœsing, on pouvait prévoir qu'une atmosphère saturée réduirait la transpiration, mais on n'avait aucune raison de penser qu'il en résulterait une réduction de l'assimilation. Nous ne devons pas être surpris que les Menthes cultivées par Woodward dans l'eau distillée transpirent plus que celles qui sont dans un milieu plus concentré ; nous savons en effet qu'un liquide nutritif plus concentré, lorsque la plante s'y est adaptée, augmente le pouvoir osmotique du suc cellulaire (p. 29) et par conséquent réduit la transpiration.

En somme, il n'y a aucun lien nécessaire entre le dégagement de vapeur d'eau et les synthèses organiques, et il est impossible de prévoir l'importance du second phénomène d'après l'intensité du premier. Néanmoins, lorsque deux plantes de même espèce sont cultivées dans les mêmes conditions, on constate un certain parallélisme entre la transpiration et l'assimilation. La chose n'a rien qui doive sur-

prendre car, dans deux plantes comparables, toutes les fonctions sont à peu près dans un rapport constant, même lorsqu'elles sont indépendantes les unes des autres. D'ailleurs, dans le cas de la transpiration et de l'assimilation, il y a des raisons particulières pour que, au moins dans certaines circonstances, les variations se produisent dans le même sens.

Régulation de la température. — On sait que, chez les animaux à température constante, la transpiration cutanée a pour fonction de ramener la température du corps à son degré normal, lorsqu'une température extérieure trop forte tend à l'élever. Cet avantage ne se retrouve pas dans la transpiration pulmonaire, plus directement comparable à la transpiration des végétaux; l'abaissement de température qui en résulte se produit aussi bien en hiver lorsqu'il est nuisible qu'en été lorsqu'il est utile. D'autre part, la dépense d'énergie qui correspond à la chaleur latente de vaporisation nécessite dans tous les cas un supplément d'alimentation, ce qui est toujours un inconvénient. Ce n'est que dans des cas exceptionnels, comme chez le Chien, qu'une accélération de la transpiration pulmonaire, contribue à lutter contre un échauffement excessif de l'organisme.

Peut-on faire les mêmes observations au sujet de la transpiration des végétaux? On doit d'abord remarquer que, dans ce cas, la régulation de la température est inutile, puisque les végétaux peuvent vivre à des températures très variables. Il n'en est pas moins vrai que l'évaporation à la surface des cellules contribue à abaisser la température des tissus. Ce refroidissement est-il utile, indifférent ou nuisible?

Lorsqu'il fait froid, la question n'a pas un grand intérêt; la transpiration est faible, et l'abaissement de température qui en résulte ne peut avoir d'im-

portance ; d'autant plus qu'on ne sait pas avec précision quelle est la température la plus favorable. Si la température extérieure est élevée et l'atmosphère très humide, la transpiration est encore faible et ne peut lutter efficacement contre un échauffement qui est peut-être un danger.

Le cas le plus intéressant est celui où l'atmosphère est à la fois chaude et sèche. Si les racines peuvent puiser à discrétion de l'eau dans le sol, la transpiration est alors très intense, et peut-être le refroidissement qu'elle détermine est-il utile ? Mais ce sont là en somme des circonstances assez rares. Le plus souvent, une atmosphère chaude et sèche va avec un sol peu humide et où les racines ne peuvent pas prendre assez d'eau pour alimenter une transpiration abondante. Il en résulte, comme nous l'avons vu, une diminution de la perméabilité du protoplasma et un ralentissement de l'émission de vapeur d'eau. C'est donc précisément lorsqu'un refroidissement serait le plus utile qu'il est amoindri par le jeu normal des conditions.

En somme, le refroidissement produit par la transpiration des plantes n'a pas le caractère d'une fonction régulièrement utile ; s'il est quelquefois profitable, il paraît le plus souvent être indifférent ; dans tous les cas, il n'existe aucune régulation qui augmente ou diminue la transpiration lorsque le refroidissement devient plus ou moins utile.

Fonction des stomates. — La présence des stomates et la fonction qu'on leur a longtemps attribuée ont été une des causes principales qui ont fait croire à l'utilité de la transpiration. On partait de cette idée bien arrêtée que lorsqu'un organe a une existence générale le rôle qu'il joue est un rôle utile. Or les plantes ont des stomates et c'est par là que s'échappe la vapeur d'eau ; d'ailleurs on ne connaissait pas

d'autre rôle aux stomates; donc le dégagement de vapeur d'eau est utile.

Ce raisonnement est fondé sur une expérience de Boussingault qui est longtemps restée classique et en vertu de laquelle les stomates ne servent pas aux échanges gazeux de l'assimilation. Comparant en effet les échanges gazeux des deux faces d'une feuille de Laurier-rose, Boussingault avait trouvé que les échanges de la face supérieure privée de stomates étaient plus abondants que ceux de la face inférieure où se trouvent les stomates. Mais il opérait dans une atmosphère renfermant 30 °/₀ de gaz carbonique, et l'on sait maintenant qu'à cette dose le gaz carbonique est toxique. Les expériences de Blackman ont montré que, dans les conditions normales, les échanges gazeux de l'assimilation, aussi bien que ceux de la respiration, s'effectuent presque exclusivement par les stomates. Ces organes ont donc là un rôle et un rôle utile; il n'y a pas lieu de leur en chercher un autre.

Il est curieux de voir à ce sujet l'influence des idées préconçues sur la manière dont les faits les plus simples sont vus et surtout interprétés. Imbus de cette opinion que les stomates sont les organes de la transpiration et non de l'assimilation, la plupart des auteurs qui ont étudié la répartition des stomates ont trouvé que le nombre de ces organes était en rapport avec l'émission de vapeur d'eau et non avec les autres échanges gazeux, ou du moins ont interprété dans ce sens les résultats constatés.

Les faits examinés en dehors de toute idée préconçue ne permettent cependant pas de voir un rapport constant entre le nombre des stomates et l'intensité de la transpiration. Si l'on compare par exemple les plantes poussées dans un air sec à celles qui, toutes choses égales d'ailleurs, sont restées dans

une atmosphère saturée, on trouve des structures très différentes adaptées à ces conditions de milieu différentes. Or le nombre des stomates est à peu près le même dans les deux cas. La seule conclusion possible, si l'on tient à en tirer une, c'est que la fonction des stomates n'a pas varié. Mais on sait que la respiration et l'assimilation ont à peu près la même intensité dans l'air sec et dans l'air humide, tandis que la transpiration est bien plus forte dans l'air sec; les stomates sont donc les organes des échanges gazeux de l'assimilation plutôt que ceux de la transpiration.

Les mouvements des stomates sont un nouvel indice de leur véritable fonction. On sait que les deux cellules qui constituent un stomate laissent entre elles une ouverture plus ou moins large. Lorsque le stomate est *fermé*, les deux cellules arrivent au contact l'une de l'autre sur presque toute leur longueur et ne laissent entre elles qu'un passage très étroit; lorsqu'il est *ouvert*, les deux cellules se recourbent et élargissent ainsi le canal qui fait communiquer l'atmosphère avec les lacunes de la feuille.

Il est naturel d'admettre, sans que cela s'impose d'une façon absolue, que les stomates s'ouvrent quand ils ont à remplir leur fonction et se ferment dans le cas contraire. En général, et sauf des exceptions qui ne sont pas rares, les stomates sont ouverts pendant le jour et fermés pendant la nuit, ce qui désignerait tout aussi bien la transpiration que l'assimilation comme devant bénéficier de l'ouverture. Mais, si les stomates sont réellement les organes de la transpiration, il doit exister une relation entre la quantité de vapeur rejetée et le degré d'ouverture des stomates.

Or l'expérience montre que cette relation n'existe pas. La transpiration peut être suspendue alors que

les stomates sont ouverts, et très intense alors qu'ils sont fermés. Que la transpiration soit arrêtée bien que les stomates soient ouverts, cela prouve que les conditions qui agissent sur la transpiration sont sans influence sur les mouvements des stomates, ce qui serait bien surprenant, si la transpiration était la fonction des stomates. Il est plus imprévu que la transpiration soit intense lorsque les stomates sont fermés, puisque c'est surtout par les stomates que sort la vapeur d'eau. Mais il faut remarquer que, même dans ce qu'on appelle un stomate fermé, il subsiste toujours entre les deux cellules une fente suffisante pour laisser passer une quantité de vapeur correspondant à une transpiration très forte.

Il n'existe donc aucune relation entre l'intensité de la transpiration et le degré d'ouverture des stomates. Il en résulte qu'on n'a aucune raison de penser que la transpiration est la fonction essentielle des stomates. On doit simplement constater que la plus grande quantité de la vapeur d'eau rejetée par les plantes sort par les stomates.

Cependant il est incontestable, et ç'a a été une des causes de l'erreur générale, que, dans les conditions ordinaires de la végétation, il y a un certain parallélisme entre le nombre des stomates et l'intensité de la transpiration, comme entre la transpiration et l'assimilatoin du carbone. Nous allons en voir la raison.

La transpiration est un mal inévitable — L'assimilation du carbone est la fonction essentielle des plantes vertes, celle sans laquelle leur vie serait impossible; elle comporte des échanges gazeux, absorption de gaz carbonique et dégagement d'oxygène, qui ne sont possibles, dans les plantes aériennes, que grâce aux stomates. Les stomates sont donc indispensables. Mais ce sont des portes

ouvertes qui ne peuvent laisser entrer le gaz carbonique et sortir l'oxygène sans laisser en même temps sortir la vapeur d'eau.

On comprend dès lors le parallélisme entre la transpiration et l'assimilation du carbone. L'assimilation n'est possible que s'il y a des stomates, et partout où il y a des stomates la transpiration se produit en vertu des lois de l'évaporation. C'est le même genre de répercussion que nous avons observé à propos de l'augmentation de perméabilité qui se produit dans les cellules vertes sous l'influence de la lumière. L'assimilation ayant lieu seulement à la lumière et dans les cellules vertes, c'est dans ces conditions seulement que, en vertu d'une adaptation acquise, le protoplasma devient très perméable; la conséquence inévitable, mais fâcheuse, est une augmentation de la transpiration.

Les stomates disparaissent chaque fois qu'ils deviennent inutiles à l'assimilation. Les plantes normalement sans chlorophylle n'en ont pas, ou en ont très peu, parce que les échanges gazeux de la respiration, beaucoup moins intenses que ceux de l'assimilation, peuvent à la rigueur s'effectuer à travers la cuticule. Les plantes aquatiques en sont dépourvues, parce que les échanges gazeux de l'assimilation sont possibles à travers les membranes des cellules épidermiques dépourvues de cuticule et sans cesse humectées d'eau.

La corrélation entre les échanges gazeux indispensables et une transpiration inutile ou même nuisible est un fait très général. L'homme ne peut vivre qu'à la condition de respirer ; or les échanges gazeux de la respiration, absorption d'oxygène et dégagement de gaz carbonique, s'effectuent à travers les membranes des cellules pulmonaires, et grâce à leur perméabilité; mais les cellules des poumons ne peuvent pas rejeter

le gaz carbonique sans laisser échapper en même temps une certaine quantité de vapeur d'eau ; c'est la cause de la transpiration pulmonaire qui, sauf dans des cas tout à fait exceptionnels, est préjudiciable. Il est en effet nécessaire de remplacer l'eau perdue ; et puis, surtout, le froid produit par l'évaporation à la surface des poumons correspond à une perte d'énergie qui doit être compensée par la combustion d'une quantité relativement considérable d'aliments.

La transpiration des plantes aériennes est donc très générale non pas parce qu'elle est utile, mais parce qu'elle est la conséquence des échanges gazeux de l'assimilation. L'assimilation n'est possible que dans des conditions qui rendent la transpiration inévitable. Il n'existe pas d'adaptation qui permette l'assimilation tout en empêchant la transpiration ; et d'ailleurs on ne voit pas très bien comment une pareille adaptation serait possible. Il y a incompatibilité entre les échanges gazeux de l'assimilation et une rétention complète de la vapeur d'eau. On comprend donc que la transpiration existe bien qu'elle soit toujours inutile et souvent nuisible. Nous allons voir, dans le chapitre suivant, les divers moyens employés par la plante pour rendre la transpiration minima, tout en laissant libre cours aux échanges gazeux indispensables.

CHAPITRE X

ADAPTATIONS

Les plantes, surtout les plantes vertes, sont soumises à une double nécessité. D'une part, leur nutrition n'est possible qu'à la condition que des échanges de gaz puissent s'effectuer entre le protoplasma et l'atmosphère. D'autre part, une certaine quantité d'eau est nécessaire au fonctionnement de la vie active. Or, tout ce qui facilite les échanges de gaz augmente en même temps la perte de vapeur d'eau et expose la plante à n'avoir plus à sa disposition la réserve d'eau nécessaire. Pour assurer le maintien de la vie, il faut donc une organisation qui permette les échanges gazeux tout en réduisant la transpiration au minimum.

Nous allons voir quelles sont les diverses adaptations réalisées chez les plantes. Les échanges gazeux de l'assimilation du carbone étant beaucoup plus abondants que ceux de la respiration, c'est surtout dans les plantes vertes que nous trouverons les dispositions les mieux caractérisées tendant à concilier les échanges gazeux avec la conservation de l'eau.

Plantes aquatiques. — Le cas le plus simple est celui des plantes aquatiques ; elles n'ont pas besoin d'être protégées contre la transpiration, il suffit que les échanges gazeux soient possibles. D'ailleurs ces échanges ne se font pas directement entre les tissus et l'atmosphère, mais entre les tissus et les gaz dissous dans l'eau. Tout au plus, certaines cellules peuvent-elles utiliser les gaz qui, dans quelques plantes aquatiques, remplissent de grandes lacunes internes ; et même alors le contenu des lacunes doit se renouveler par l'intermédiaire des gaz dissous dans l'eau.

Dans tous les cas, il faut que l'eau tenant en dissolution de l'oxygène et du gaz carbonique puisse facilement pénétrer à l'intérieur de la plante. Cette condition est remplie du fait de l'absence à peu près totale de cuticule. Les parois externes de l'épiderme sont très perméables. Les stomates deviennent ainsi inutiles et font défaut dans les espèces adaptées à la vie aquatique.

Si la perméabilité des cellules épidermiques pour l'eau est utile et même nécessaire, la perméabilité pour les substances dissoutes dans le suc cellulaire serait nuisible. Aussi remarque-t-on, dans les cellules des plantes aquatiques, une semi-perméabilité qui, sans être complète, est cependant suffisante pour permettre une plasmolyse de longue durée. Cette semi-perméabilité relative n'exclut pas l'absorption des sels, car on sait que les membranes protoplasmiques sont toujours moins perméables pour les matières organiques, telles que celles qui sont élaborées par le protoplasma, que pour les sels minéraux qui doivent être empruntés au milieu extérieur.

Plantes aériennes. — Tout autre est l'adaptation des plantes destinées à vivre dans l'air. Il est urgent qu'elles soient défendues contre l'évaporation. Aussi

la surface des feuilles est-elle recouverte d'une cuticule déjà peu perméable en elle-même et rendue encore plus imperméable par une imprégnation de cire. La transpiration est ainsi très diminuée, mais les échanges gazeux deviennent en même temps très difficiles. Les stomates sont nécessaires pour permettre à l'oxygène et au gaz carbonique d'entrer dans la plante ou d'en sortir; aussi existent-ils d'une façon constante chez les plantes adaptées au milieu aérien. Dans les espèces qui peuvent, suivant les circonstances, s'accommoder de la vie dans l'air ou de la vie dans l'eau, on voit les stomates se former en plus grand nombre sous l'influence de l'air et faire plus ou moins défaut sur les feuilles développées dans l'eau. C'est là un exemple remarquable où l'action immédiate du milieu s'exerce exactement dans le sens le plus avantageux à la plante.

Une fois que le gaz carbonique a pénétré dans la feuille, il faut qu'il puisse circuler et arriver au contact de toutes les cellules vertes. On sait que les chambres sous-stomatiques communiquent avec un réseau de lacunes qui s'étend dans tout le limbe. Même vers la face supérieure où les cellules, dites en palissade, semblent très serrées les unes contre les autres, il y a toujours entre elles des méats remplis d'air. L'ensemble des méats de la feuille forme un système circulatoire comparable par la fonction qu'il remplit aux tubes de Malpighi des insectes.

Entre l'atmosphère interne des feuilles et le protoplasma des cellules vertes, les échanges sont faciles, car les parois des cellules sont dépourvues de cuticule et constamment humides, ce qui les rend perméables. Nous savons d'ailleurs que les membranes protoplasmiques deviennent plus perméables, précisément dans les circonstances où les échanges gazeux sont plus abondants.

Si l'existence des stomates favorise la transpiration, leur répartition semble destinée à la rendre le plus faible possible. A ce point de vue, la cas le plus net est celui des Dicotylédones. Le limbe des feuilles est ordinairement horizontal. Les cellules voisines de la face supérieure sont les plus éclairées et les plus échauffées par les rayons solaires; elles réalisent par conséquent les conditions les plus favorables à une évaporation intense. Il y a donc intérêt à ce qu'elles soient le plus éloignées possible des stomates afin que l'atmosphère des lacunes reste saturée dans leur voisinage. Or les stomates, tout au moins dans les plantes adaptées à un milieu sec, existent exclusivement à la face inférieure.

Chez la plupart des Monocotylédones, où le limbe est à peu près vertical et reçoit la même quantité de radiations des deux côtés, les stomates sont répartis sur les deux faces. D'une façon générale, les stomates sont d'autant plus rares sur une face que les conditions y sont plus favorables à l'évaporation.

Les tiges jeunes présentent les mêmes adaptations que les feuilles; la continuité de la cuticule est interrompue de loin en loin par l'ouverture des stomates. Dans la plupart des espèces vivaces, l'épiderme est exfolié et remplacé, dans son rôle de protection, par une couche de liège qui se forme au-dessous et a les mêmes propriétés que la cuticule. Les échanges gazeux sont alors assurés par les lenticelles, petits organes où la couche de liège est interrompue et remplacée par un tissu plus perméable.

L'absence de chlorophylle dans les cellules épidermiques est également une condition très favorable. Ces cellules sont en effet les plus exposées à l'évaporation; il est donc utile que leurs membranes soient peu perméables, et cela n'est possible qu'autant que les échanges gazeux sont faibles et réduits à ceux de

la respiration. On sait d'ailleurs que, dans certaines espèces adaptées à un milieu sec et chaud, l'assise sous-épidermique est dépourvue de chlorophylle, tandis que chez les plantes vivant à l'ombre, l'épiderme peut en renfermer.

Il ne faudrait pas se méprendre sur le sens de ces considérations d'apparence finaliste. Je ne veux pas dire que la structure est déterminée par l'utilité. Je constate simplement que certaines dispositions anatomiques sont précisément celles qui pouvaient être le plus utiles. On ignore le mécanisme de cette adaptation, on sait seulement que si elle ne se produisait pas, au moins dans une certaine mesure, la vie de la plante serait impossible.

Cryptogames. — Les Marchantiacées sont des Hépatiques à thalle adaptées à un milieu relativement sec. A la face supérieure du thalle, on voit de petits orifices comparables à des stomates, et qui font communiquer l'atmosphère avec des sortes de chambres creusées dans les tissus.

Le plancher inférieur de chaque chambre porte des poils formés de files de cellules renfermant de très nombreux grains de chlorophylle, tandis que les autres cellules du thalle en renferment très peu. Ces poils sont les organes de l'assimilation du carbone; il est donc nécessaire que leurs parois soient assez perméables pour permettre les échanges gazeux. Il en résulte le danger d'une transpiration intense; la disposition des chambres a pour effet d'y parer.

Pendant le jour, lorsque les conditions sont favorables à l'assimilation et à la transpiration, l'atmosphère des chambres, saturée de vapeur d'eau, ralentit la transpiration tandis que l'orifice des stomates permet l'entrée du gaz carbonique et la sortie de l'oxygène.

Les *Pellia*, qui sont des Hépatiques à thalle

comme les *Marchantia*, n'ont pas le même dispositif de chambres à air avec stomates, et ne peuvent vivre que dans un milieu très humide. La plupart des Hépatiques à feuilles et des Mousses s'adaptent temporairement à un milieu sec en passant à l'état de vie ralentie. Lorsque l'eau de transpiration n'est plus remplacée, les cellules se dessèchent sans être tuées et ont la propriété de revenir à la vie active lorsque la pluie leur a rendu une humidité suffisante. Ce sont des plantes réviviscentes; elles partagent cette propriété avec certains Protozoaires, et certains Rotifères, qui s'enkystent en se desséchant et peuvent redevenir actifs si on les remet dans l'eau.

Les Lichens sont également un bon exemple d'adaptation à un milieu sec. On sait que ces Cryptogames sont formés de l'association d'une Algue et d'un Champignon. Dans une Parmélie par exemple, la partie supérieure du thalle, se compose uniquement d'un feutrage continu de filaments du Champignon; il en est de même à la partie inférieure. C'est seulement dans la partie moyenne que les cellules vertes de l'Algue sont mêlées aux filaments incolores. Le Champignon, dont les échanges gazeux sont très faibles, a des parois très peu perméables qui s'opposent à la transpiration; il maintient une atmosphère saturée dans la région moyenne. L'Algue peut ainsi sans inconvénients avoir des parois perméables qui lui permettent les échanges gazeux de l'assimilation du carbone. Grâce à cette disposition, les Algues, qui dans les conditions ordinaires ne vivent que dans un milieu très humide, peuvent s'accommoder des stations les plus sèches.

Concentration du suc cellulaire. — La concentration du suc cellulaire est une des circonstances qui contribuent le plus à la rétention de l'eau si utile à la plante. Pour que l'eau de la vacuole

vienne s'évaporer à la surface de la cellule, il faut qu'elle traverse les membranes protoplasmiques toujours plus ou moins semi-perméables. Si l'on admet la semi-perméabilité complète, l'eau est retenue par une force égale au pouvoir osmotique du suc cellulaire, et l'on sait que cette force est considérable. Dans les cas les moins favorables, elle est égale à 2 ou 3 atmosphères.

Lorsque le protoplasma est semi-perméable, la transpiration est donc, par le fait du pouvoir osmotique du suc cellulaire, réduite à un minimum très bas. C'est ce qui arrive pour certains poils tels que ceux des étamines de Tradescantia qui, malgré leurs membranes très minces exposées de tous les côtés à l'air sec, conservent une certaine turgescence. Mais la semi-perméabilité n'est qu'une limite dont les membranes protoplasmiques restent toujours plus ou moins éloignées; le liquide qui les traverse n'est jamais de l'eau absolument pure, de sorte que la force qui retient l'eau n'est plus égale au pouvoir osmotique du suc cellulaire mais tout au plus à la différence des pouvoirs osmotiques du liquide intérieur et du liquide extérieur.

En fait, on peut vérifier qu'à un pouvoir osmotique élevé correspond une transpiration faible; l'élévation du pouvoir osmotique est une adaptation à un milieu sec. C'est ainsi que les plantes grasses, qui transpirent très peu, ont un suc cellulaire plus concentré que la plupart des autres plantes.

Nous pouvons maintenant comprendre l'expérience de Woodward sur la transpiration des Menthes (p. 140). La quantité d'eau transpirée, correspondant à une augmentation de poids de 1 gramme, était de 214 grammes pour le pied cultivé dans l'eau distillée et de 46 grammes seulement pour le pied cultivé dans l'eau ordinaire concentrée par l'évaporation.

Dans le premier cas, le suc cellulaire avait une concentration relativement faible; dans le second, par suite de l'adaptation normale à un milieu concentré (p. 29), le pouvoir osmotique du suc cellulaire avait été augmenté; de là une transpiration plus faible.

Plantes halophytes. — On appelle ainsi les plantes qui sont adaptées aux terrains salés du bord de la mer. Elles ont plus ou moins l'aspect et les propriétés des plantes grasses, avec des feuilles ou des tiges charnues et une transpiration très faible. On peut se demander la raison d'être d'une adaptation qui ralentit la transpiration de plantes dont quelques-unes vivent partiellement dans l'eau. L'explication résulte de ce que nous savons déjà.

Toutes les plantes ne peuvent pas s'adapter à un milieu salé. La croissance n'est en effet possible que si les cellules sont turgescentes, c'est-à-dire ont un pouvoir osmotique supérieur à celui de l'eau de mer qui est d'environ 18 atmosphères. La manière la plus simple d'obtenir ce résultat est l'absorption d'une quantité suffisante de sels dissous dans le liquide extérieur ; mais peu de plantes peuvent le supporter. Quoiqu'il en soit, si l'adaptation a lieu, elle entraîne une élévation considérable du pouvoir osmotique des cellules, et a donc pour conséquence une réduction de la transpiration.

C'est là un exemple intéressant des répercussions que peut avoir sur une plante l'action d'une condition physique. La concentration du milieu extérieur amène forcément la réduction de la transpiration sans que cette réduction soit particulièrement utile. Le mécanisme est très clair ; on n'est pas en présence d'une réaction de défense de la plante, mais seulement du jeu des lois physiques.

Pour expliquer la réduction de la transpiration chez les plantes halophytes, on n'a pas manqué de dire

que le milieu salin du bord de la mer était comparable à un milieu sec et devait par conséquent avoir la même influence. Mais il n'y a entre les deux cas que des analogies extrêmement lointaines. L'eau de mer n'est comparable à un milieu sec que pour les plantes qui n'y sont pas adaptées et qui, à cause de leur faible pouvoir osmotique, ne peuvent emprunter à l'eau salée l'eau qui leur est nécessaire. Pour les plantes adaptées, l'eau de mer est au contraire un milieu très humide ; on sait en effet que, chez ces plantes, la différence de pouvoir osmotique du suc cellulaire et du liquide extérieur est non seulement positive mais plus grande que dans les cas ordinaires. Or, comme l'absorption d'eau dépend surtout de cette différence, il s'en suit qu'elle est aussi facile pour les plantes halophytes que pour les plantes cultivées dans l'eau distillée ; si en fait elle est moindre c'est seulement par suite des répercussions que nous venons d'indiquer : la concentration du milieu augmente la concentration du suc cellulaire, il en résulte une réduction de la transpiration qui a pour conséquence une diminution de l'absorption ; mais si l'absorption est alors moindre, elle est en même temps moins utile.

La différence entre le milieu salin et un milieu sec apparaît clairement si l'on considère les effets produits par ces milieux sur la morphologie de la plante. L'effet le plus apparent du milieu salin, comme le montrent l'observation directe et les expériences de Lesage, est de déterminer les caractères propres aux plantes grasses. Le milieu sec au contraire produit des effets opposés ; il développe les poils, le sclérenchyme, les épines, et tend à rendre les tiges plus dures et plus ligneuses. Ce sont là des adaptations très différentes, mais qui ont un caractère commun : la réduction de la transpiration.

Partant de cette remarque, on pourrait se livrer au jeu toujours hasardeux des hypothèses relatives à l'évolution des espèces. Parmi les plantes grasses, il y en a qui, comme on vient de le voir, sont localisées dans les terrains salés du bord de la mer ; d'autres, plus nombreuses, poussent sur un sol dépourvu de sel, mais très sec. Ces dernières paraissent nettement adaptées à un milieu sec. Elles partagent cette adaptation avec d'autres espèces très différentes par leur aspect, à tiges dures et épineuses, à parenchyme peu développé.

L'expérience montre que les caractères des plantes à tiges dures et épineuses sont la conséquence directe de l'influence d'un climat sec, tandis que les caractères propres des plantes grasses ne peuvent être obtenus expérimentalement que par l'action du sel. Ne peut-on pas en conclure que les plantes grasses qui vivent maintenant loin de la mer doivent leur structure à l'influence du sel, influence qui se serait exercée dans une période antérieure de leur évolution ? Ces caractères qui assuraient une transpiration faible étant devenus héréditaires, les plantes en ont profité pour s'implanter dans les terrains secs où la vie était possible pour elles.

Les deux adaptations peuvent d'ailleurs se superposer et l'on voit la plupart des plantes grasses des climats secs porter des épines dures et lignifiées. Si on adoptait l'hypothèse que je viens de faire, il s'en suivrait que les caractères des plantes grasses ont été acquis en premier lieu, au bord de la mer, les épines sont venues plus tard sous l'influence du climat sec.

Si la cause de ces caractères spéciaux peut à la rigueur être indiquée, le mécanisme de leur acquisition nous est inconnu ; ils résultent des réactions de la matière vivante vis-à-vis des conditions extérieures,

réactions dont il nous est impossible de prévoir la nature.

Adaptations spéciales à un climat sec. — Nous venons de voir quelles sont les dispositions anatomiques générales qui modèrent la transpiration dans un milieu moyennement sec. Nous allons constater que ces dispositions sont accentuées et quelquefois renforcées par d'autres plus efficaces chez les plantes qui vivent habituellement sous un climat très sec.

Avant d'entrer dans le détail des caractères propres aux plantes des pays secs, remarquons que l'adaptation peut être réalisée à deux degrés. Sous l'influence du milieu, la plante réagit et peut dans certains cas acquérir des caractères qui lui permettent de s'adapter à de nouvelles conditions ; mais ce sont là des caractères temporaires qui ne survivent pas aux causes qui les ont déterminés. Dans d'autres cas, les caractères d'adaptation sont devenus héréditaires et paraissent indépendants des conditions extérieures. On ne peut connaître leur cause que par analogie, lorsque l'expérience a indiqué dans quel sens agit le milieu sur les plantes à adaptation facultative.

Les expériences d'Eberhardt et de Lothelier ont montré que les plantes de même espèce, cultivées les unes dans l'air sec et les autres dans l'air humide, acquièrent des caractères différents. Dans l'air sec, les feuilles sont moins larges et plus épaisses, les tiges ont une écorce plus mince, un sclérenchyme plus épais, un bois beaucoup plus développé; les poils et les épines sont plus abondants.

La plupart de ces caractères contribuent à réduire la transpiration. De deux feuilles qui ont le même volume, celle qui est la moins large et la plus épaisse sera en effet celle qui transpirera le moins. Le milieu sec a apporté un remède au mal qu'il a créé. Les poils, par le feutrage qu'ils forment à la surface des feuilles,

ralentissent également la transpiration. On comprend moins le rôle des épines. Le développement du bois facilite l'arrivée de l'eau vers les feuilles lorsque la transpiration devient plus intense.

Ces caractères sont une réaction de la plante qui tend à s'adapter à de nouvelles conditions. Si, comme dans le cas actuel, ces caractères sont favorables, l'adaptation a lieu. Mais il pourrait très bien se faire que la réaction fut tout autre, et alors l'adaptation serait impossible. Nous allons maintenant examiner un certain nombre de cas où les caractères d'adaptation sont devenus héréditaires.

Localisation des stomates; poils; sclérenchyme. — Un des types les plus parfaits de l'adaptation à un climat sec est l'Alpha (*Macrochloa tenacissima*), Graminée abondante dans les steppes de l'Espagne et du Nord de l'Afrique, et dont les feuilles servent à la fabrication de cordages et de divers ouvrages de sparterie. Les feuilles, très longues et très dures, paraissent cylindriques ; si l'on en fait une coupe transversale, on voit qu'elles sont seulement repliées (fig. 15), mais d'une manière permanente. La face inférieure est devenue convexe de façon à amener les deux bords du limbe presque en contact, en *b*. La face supérieure, très irrégulière et tapissée de poils serrés, forme une série de plis qui, en section transversale, ont l'aspect d'un tube ramifié.

Le sclérenchyme *sc* occupe la plus grande partie du limbe; au-dessus de l'épiderme inférieur, il forme une couche épaisse continue ; au-dessous de l'épiderme supérieur, il est réparti en faisceaux discontinus, surtout localisés dans les parties saillantes des plis et reliés à la couche de la face inférieure par des bandes lignifiées qui renferment des faisceaux libéro-ligneux *f*. Le parenchyme vert, très peu abondant,

n'arrive au contact de l'épiderme qu'au fond des replis de la face supérieure ; et c'est seulement dans cette région que se trouvent les stomates.

Tout dans cette feuille semble disposé pour ralentir la transpiration. Le tissu vert est protégé contre les rayons solaires par une épaisse couche de scléren-

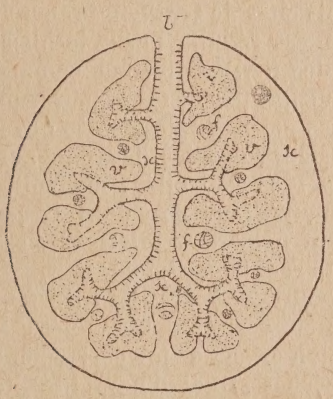


Fig. 15. — Coupe dans une feuille d'Alpha ; *sc*, sclérenchyme ; *v*, parenchyme vert ; *f*, faisceaux libéro-ligneux.

chyme ; les stomates sont situés au fond de replis étroits dont la surface est couverte de poils qui retardent l'évacuation de la vapeur d'eau. L'air est donc maintenu au contact de l'ouverture des stomates, dans un état aussi voisin que possible de la saturation.

Les dispositions qui réduisent la transpiration permettent néanmoins une circulation suffisante des gaz nécessaires à l'assimilation. L'oxygène sorti des stomates est rejeté par sa propre pression jusque dans l'atmosphère extérieure. Le gaz carbonique peut suivre une voie inverse pour arriver jusqu'aux sto-

mates ; mais il est vraisemblable qu'il pénètre également dans la feuille par la face inférieure. Les expériences de Wiesner et Molisch ont montré en effet que les tissus subérisés, même secs, sont légèrement perméables pour le gaz carbonique à cause des matières grasses qu'ils renferment et qui dissolvent ce gaz.

On pourrait citer de très nombreuses plantes où la transpiration est réduite par la localisation des stomates dans des cavités qui ne communiquent avec l'air extérieur que par des ouvertures plus ou moins rétrécies. Les cryptes à stomates qui se trouvent à la face inférieure des feuilles de Laurier-rose sont décrites dans tous les traités ; les feuilles de Bruyère ont une forme de gouttière dont la partie concave, correspondant à la face inférieure, est couverte de poils et porte seule des stomates.

Reploiement des feuilles de Graminées. — Les feuilles de certaines Graminées indigènes ont une adaptation spéciale qui correspond à des alternatives de sécheresse et d'humidité plutôt qu'à une sécheresse permanente. Dans le *Festuca sylvatica* par exemple, les stomates sont localisés sur la face supérieure ; tant que l'eau ne fait pas défaut, le limbe reste plan et permet ainsi une transpiration assez abondante. Mais dès que l'eau se fait rare, la feuille s'enroule de façon que la face inférieure, qui est dépourvue de stomates, soit seule au contact de l'atmosphère ; la transpiration est alors ralentie. Si la pluie ramène de l'eau, les feuilles se déploient de nouveau et la transpiration recommence. Pendant les périodes sèches, la feuille de Fétuque prend donc temporairement la forme qui est permanente chez l'Alpha. La structure du limbe va nous faire comprendre le mécanisme de ces mouvements (fig. 16 et 17).

La face inférieure est plane et présente au-dessus de l'épiderme de larges faisceaux de sclérenchyme *s*. La face supérieure est régulièrement valonnée. L'épiderme est dépourvu de stomates et renforcé de sclé-

Fig. 16. — Coupe dans une feuille de Fétuque déployée ; *a*, cellule aquifère de l'épiderme ; *b*, cellules aquifères du faisceau ; *s*, *s'*, sclérenchyme.

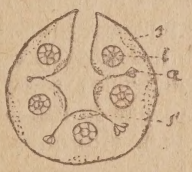


Fig. 17. — Coupe dans une feuille de Fétuque repliée : mêmes notations que pour la fig. 16.

renchyme *s'* sur les parties saillantes ; sur les pentes il porte des stomates. Enfin, dans les creux, en *a*, les cellules ont une forme tout à fait spéciale ; elles sont très grandes et à parois très peu épaisses ; la cuticule y est remplacée par une couche de cire et le contenu est réduit à une très mince couche de protoplasma entourant une vacuole remplie d'un liquide clair ; ce sont des cellules aquifères. Les faisceaux libéro-ligneux sont entourés d'un cercle de grandes cellules *b* qui ont également les caractères de cellules aquifères. Le reste du limbe est occupé par le parenchyme vert.

Si l'eau arrive en abondance par les faisceaux du bois, toutes les cellules sont saturées d'eau, et le limbe reste déployé. L'eau perdue par les cellules vertes leur est restituée par les cellules aquifères

qui entourent les faisceaux et qui elles-mêmes la puisent dans les vaisseaux du bois. Supposons maintenant que les vaisseaux ne reçoivent des racines qu'une quantité d'eau insuffisante ; ils ne peuvent plus en céder aux cellules aquifères qui les entourent ; celles-ci à leur tour n'alimentent plus les cellules vertes qui empruntent alors l'eau des cellules aquifères *a* de l'épiderme, lesquelles perdent leur turgescence et tendent à diminuer de volume. Il en résulte un raccourcissement de la face supérieure. Grâce à l'absence de cuticule, les cellules aquifères sont flexibles et peuvent jouer le rôle de charnières autour desquelles la feuille se replie (fig. 17). Notons qu'en temps ordinaire les cellules aquifères ne perdent pas leur eau par le fait de la transpiration à cause de la couche de cire qui a remplacé la cuticule à leur surface externe.

Aussi longtemps que l'eau fait défaut, la feuille reste repliée et la transpiration est ralentie. Mais si le sol redevient humide, l'eau afflue dans les vaisseaux du bois, les cellules aquifères qui entourent les faisceaux se saturent et la turgescence se transmet de proche en proche aux cellules vertes d'abord, puis aux cellules aquifères de l'épiderme. Celles-ci reprennent alors leur volume normal, la feuille se déploie et la transpiration redevient active alors qu'elle n'a plus d'inconvénient.

La protection contre la transpiration est donc ici temporaire et ne s'exerce que lorsqu'elle est nécessaire ; elle est due à la situation et à la structure des cellules aquifères épidermiques ainsi qu'aux propriétés osmotiques des cellules qui peuvent transmettre les variations de turgescence depuis le faisceau jusqu'à l'épiderme.

Plantes grasses : réserves d'eau. — Nous avons vu que les plantes grasses sont parmi celles

où le pouvoir osmotique du suc cellulaire est le plus grand et où les membranes protoplasmiques sont le moins perméables. C'est là une première défense contre un excès de transpiration ; ce n'est pas la seule. Nous allons examiner le cas de l'Euphorbe du Mexique (*Euphorbia mexicana*) qui peut être pris comme type de plante grasse.

Les feuilles manquent à peu près complètement ; la fonction chlorophyllienne est remplie par les tiges charnues ayant un diamètre d'environ 1 cent. 5. Leur surface présente des cannelures longitudinales qui donnent à la section la forme d'un polygone étoilé. L'épiderme pourvu de stomates a une cuticule très nette. L'écorce très épaisse est formée de parenchyme d'autant plus riche en chlorophylle qu'on se rapproche plus de l'épiderme ; puis vient un anneau libéro-ligneux ; enfin le centre est occupé par une moelle très large formée de grandes cellules sans chlorophylle dont le contenu est réduit à une très mince couche protoplasmique entourant une grande vacuole remplie d'un liquide clair.

Le simple aspect de cette structure suggère l'idée que la moelle joue le rôle d'une réserve d'eau où les parties vertes peuvent puiser pendant les périodes de disette. On sait en effet que l'Euphorbe du Mexique, comme la plupart des plantes grasses, peut continuer à végéter pendant un certain temps, les cellules vertes restant turgescentes et la croissance continuant, bien qu'il n'y ait aucune absorption d'eau. L'étude des propriétés osmotiques des tissus va nous montrer le mécanisme de cette végétation dans des conditions si spéciales.

Les cellules épidermiques ont un pouvoir osmotique à peu près égal à celui d'une solution de nitrate de potassium à 3,50 %. Les cellules vertes de l'écorce plasmolysent difficilement. Par analogie avec ce qu'on

observe dans d'autres feuilles, on peut admettre que leur pouvoir osmotique est égal ou peu inférieur à celui des cellules épidermiques. Les cellules de la moelle plasmolysent facilement ; leur suc cellulaire est isotonique d'une solution de nitrate de potassium à 2,25 %.

Si la turgescence de la moelle est nulle, on peut admettre que les cellules vertes à pouvoir osmotique P, situées à côté des cellules de la moelle à pouvoir osmotique p, ont une turgescence égale à $P—p$. Les choses se passent comme si le pouvoir osmotique du parenchyme vert était $P—p$ et celui de la moelle nul. Ceci posé, lorsque l'eau cessera d'arriver par les racines, les cellules de l'écorce continueront à transpirer, si peu que ce soit ; leur turgescence diminuera, et elles la rétabliront en empruntant de l'eau aux cellules de la moelle. Grâce à la différence des pouvoirs osmotiques, la moelle se conduit donc comme un réservoir d'eau où l'écorce puise pour se maintenir à l'état de vie active.

Les plantes grasses peuvent donc traverser des périodes de sécheresse complète non seulement à cause de leur transpiration normalement très faible, mais aussi à cause des réserves d'eau qui permettent la continuation de la croissance alors même que l'absorption a complètement cessé.

La mince couche de protoplasma qui tapisse les cellules de la moelle est nécessaire ; si ces cellules étaient mortes, elles ne pourraient plus se saturer d'eau pendant les périodes humides et la réserve d'eau, une fois épuisée, ne se reformerait pas.

C'est par un mécanisme analogue que certaines plantes grasses continuent à s'accroître dans des conditions qui paraissent paradoxales. Une tige de Sedum maintenue dans une atmosphère sèche et sans avoir la possibilité d'absorber de l'eau peut,

quelquefois pendant plusieurs semaines, s'allonger et former de nouvelles feuilles. Les cellules voisines du bourgeon terminal ont en effet un pouvoir osmotique supérieur à celui des cellules qui en sont éloignées. L'eau attirée ainsi vers le sommet y maintient la turgescence et permet la croissance et la multiplication des cellules. C'est une observation que l'on peut faire sur les échantillons mis en herbier.

Le même fait se reproduit sur des plantes autres que les plantes grasses : les tubercules de pomme de terre germent dans l'air sec ; une branche de Saule séparée du tronc peut au printemps, et sans avoir reçu d'eau, produire des rameaux couverts de feuilles. Dans les deux cas, les cellules des bourgeons, grâce à leur pouvoir osmotique élevé, puisent dans le reste de la plante l'eau dont elles ont besoin. La condition nécessaire, pour que le développement ait lieu est que les réactions intérieures aux tissus vivants aient donné un pouvoir osmotique suffisant aux cellules des bourgeons.

Contraction du protoplasma.— On vient de voir que certaines plantes ont des caractères anatomiques ou physiologiques permanents qui leur permettent de réduire leur transpiration. Mais il semble qu'un des moyens les plus efficaces de retenir l'eau réside dans la contraction du protoplasma qui se produit automatiquement dès que la turgescence des cellules diminue.

On a vu (ch. VIII) que la transpiration d'une feuille diminue énormément si les cellules ont subi un commencement de plasmolyse, et cela sans que la quantité totale d'eau ait beaucoup diminué ; les membranes protoplasmiques, ayant commencé de se contracter, sont devenues beaucoup moins perméables. C'est sans doute à une contraction du protoplasma qu'il faut attribuer la faible transpiration

des feuilles pendant l'hiver ; on sait en effet que les feuilles d'une même plante, même placées dans des conditions identiques, transpirent plus en été qu'en hiver.

Certaines plantes telles que la Giroflée, le Muflier, la Valériane rouge, qui prospèrent dans un sol humide et ne paraissent avoir aucune adaptation spéciale à un milieu sec, peuvent néanmoins vivre dans des stations, comme les toits ou les murs, où l'eau peut faire défaut pendant de longues périodes. La transpiration est alors extrêmement faible. L'explication la plus vraisemblable est que, dès que la transpiration devient supérieure à l'absorption, la turgescence des cellules diminue, assez pour contracter le protoplasma et le rendre presque imperméable, mais pas assez pour amener le flétrissement. Il y a une sorte de régulation automatique basée sur les propriétés du protoplasma et indépendante de la structure générale.

Dans certains traités classiques, on dit qu'un champ de Betteraves dégage pendant l'été 20.000 kilogrammes d'eau par jour et par hectare, qu'un Hêtre de 150 ans transpire 75 kilogrammes d'eau par jour. Ce sont là des quantités d'eau bien supérieures à celles que peut fournir le sol. Mais il ne faut pas perdre de vue que l'expérience a été faite sur une feuille isolée dont le pétiole était plongé dans l'eau et où par conséquent la transpiration était aussi intense que possible. C'est par une règle de trois, et en admettant que la transpiration était la même dans la nature et dans l'expérience, qu'on a obtenu la quantité d'eau dégagée par un arbre entier ou un champ d'un hectare. Mais dans la nature, les conditions sont tout autres que dans l'expérience, et la transpiration est beaucoup plus faible. On ne peut s'expliquer le maintien de la végétation active dans les pays secs que par une très

grande réduction de la transpiration due à la contraction du protoplasma. La propriété de réduire ainsi, sous l'influence des circonstances, la perméabilité des membranes protoplasmiques est pour une espèce une très grande supériorité dans la lutte pour la vie dans les pays secs.

Rétention de vapeur d'eau.— Il résulte de cet examen que l'organisation des feuilles des plantes aériennes semble dirigée vers le but essentiel de restreindre l'évaporation de l'eau tout en permettant les échanges gazeux de l'assimilation. Avant de s'échapper dans l'atmosphère, l'eau du suc cellulaire doit traverser les membranes protoplasmiques et de cellulose, s'évaporer à la surface des cellules et enfin sortir des méats par les stomates. Les obstacles à la déperdition de l'eau sont échelonnés de façon à ralentir chacune de ces phases de la transpiration.

L'eau est retenue dans la vacuole par la faible perméabilité des membranes qui l'entourent et par le pouvoir osmotique du suc cellulaire. Ces deux propriétés existent dans toutes les cellules, mais sont particulièrement développées dans les cellules directement exposées à l'évaporation comme les cellules de l'épiderme. L'air des méats où se fait l'évaporation est normalement dans un état voisin de la saturation. Enfin, les stomates par où la vapeur d'eau s'échappe sont disposés de façon que, dans leur voisinage, l'atmosphère ne se renouvelle que lentement et reste chargée de vapeur d'eau de telle sorte que l'évacuation de l'eau transpirée soit ralentie.

En somme, chez les plantes qui vivent dans l'air, et en particulier dans l'air sec, les organes qui transpirent ont une structure qui tend à diminuer la transpiration; ce qui apparaît comme une fonction utile, ce n'est donc pas le dégagement mais la rétention de vapeur d'eau.

BIBLIOGRAPHIE DES CHAP. VII, VIII, IX ET X.

BURGERSTEIN. — *Die Transpiration der Pflanzen.* Iéna, 1904 (renferme la bibliographie.)

LECLERC DU SABLON. — *Sur la signification du dégagement d'eau par les plantes.* (Rev. gén. de Bot., t. XXI, 1909.)

LECLERC DU SABLON. — *Sur les causes du dégagement et de la rétention de vapeur d'eau chez les plantes.* (Rev. gén. de Bot., t. XXV, 1913.)

LECLERC DU SABLON. — *Sur le fonctionnement des réserves d'eau.* (Rev. gén. de Bot. t. XXV *bis*, 1914.)

WIESNER. — *Recherches sur l'influence de la lumière et de la chaleur rayonnante sur la transpiration des plantes* (Ann. des sc. nat. Bot., 6e série, t. IV, 1877.)

CHAPITRE XI

ÉCHANGES GAZEUX

Dans les chapitres précédents, nous nous sommes occupés du passage de l'eau et des sels dissous à travers les membranes plus ou moins perméables. Mais ce ne sont pas là les seules substances qui, dans le jeu normal des fonctions physiologiques de la plante, ont à traverser les membranes de la cellule. Par la respiration, l'oxygène est absorbé et le gaz carbonique rejeté. On connaît le trajet suivi par ces gaz. L'oxygène pénètre dans la feuille par les stomates, circule dans le système de lacunes pleines d'air qui s'étend entre les cellules, traverse les membranes de cellulose puis la membrane protoplasmique externe et arrive ainsi dans le protoplasma où il détermine les combustions respiratoires. Le gaz carbonique qui en résulte suit le même chemin en sens inverse. Il en est de même dans l'assimilation du carbone, avec cette différence que c'est l'oxygène qui est rejeté et le gaz carbonique absorbé.

Les gaz absorbés ou éliminés par une plante ont donc à traverser au moins une membrane de cellu-

lose et une membrane protoplasmique; il y a lieu de rechercher suivant quelles lois s'effectue ce passage.

Imperméabilité des membranes sèches.— Une première question à résoudre est de savoir dans quelle mesure les gaz peuvent traverser les membranes sèches. Les expériences de Wiesner et Molisch nous renseignent à ce sujet. Un tube de verre de 6 centimètres de diamètre (fig. 18) et long d'environ 75 cen-

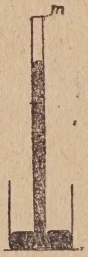


Fig. 18. — Tube fermé par une membrane végétale *m*.

timètres est fermé à une de ses extrémités par la membrane végétale *m* que l'on veut étudier; il est indispensable pour cela de se servir d'un mastic qui donne une fermeture hermétique. Puis on remplit incomplètement le tube de mercure et on le renverse sur la cuve, de façon qu'il y ait à la partie supérieure une certaine quantité d'air à une faible pression.

La membrane est ainsi placée entre deux atmosphères ayant la même composition mais à des pressions différentes; si elle est perméable, l'air passera de l'atmosphère externe dans le tube sous l'influence de la différence de pression et le niveau du mercure baissera; si au contraire elle est imperméable, le niveau du mercure restera invariable.

Dans une première expérience faite avec un morceau de périderme de Bouleau épais de 0 millimètre 2,

la hauteur du mercure qui était de 610 millimètres est restée invariable pendant 51 jours. On doit donc admettre que le périderme de Bouleau est complètement imperméable pour l'air. Un morceau de périderme de Cerisier a donné des résultats analogues. Une pellicule de raisin desséchée comprenant environ 10 assises de cellules a maintenu pendant 75 jours le mercure à la hauteur invariable de 700 millimètres. Toutes les membranes sèches étudiées se sont montrées imperméables.

Des expériences analogues ont été faites avec des pressions supérieures à une atmosphère. Pour cela, l'air était comprimé dans un gazomètre muni d'un manomètre qui indiquait la pression et d'un tube dont l'extrémité libre était fermée avec la membrane à étudier. L'air étant comprimé à 3 atmosphères et le tube étant fermé avec une feuille de lierre desséchée, la pression indiquée par le manomètre est restée invariable pendant 24 heures. Les membranes végétales desséchées sont donc imperméables pour les gaz, aussi bien dans le cas des pressions supérieures à une atmosphère que dans le cas des pressions inférieures.

On peut varier les expériences en mettant dans le tube renversé sur le mercure non plus de l'air mais un autre gaz tel que le gaz carbonique, de telle sorte que d'un côté de la membrane il y ait de l'air à la pression atmosphérique et de l'autre côté du gaz carbonique à une pression moindre. En employant une pellicule de raisin sèche, le niveau du mercure est resté constant pendant 30 jours. Il n'y a donc pas diffusion de gaz à travers la membrane qui est imperméable aussi bien pour le gaz carbonique que pour l'air.

Osmose des gaz dissous. — Dans les expériences qui précèdent, il est essentiel que les membranes soient sèches. Si on les mouille, le résultat est tout

autre. Revenons au tube renversé sur le mercure et renfermant de l'air à une faible pression dans sa partie supérieure fermée d'une membrane. Tant que la membrane reste sèche, le niveau du mercure reste invariable ; si on la mouille, le niveau commence à baisser. L'air passe de l'atmosphère externe à l'intérieur du tube à travers la membrane devenue perméable.

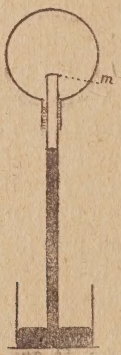


Fig. 19. — Tube fermé par une membrane végétale *m*, et surmonté d'un ballon.

La membrane étant imprégnée d'eau dans toute son étendue, les gaz la traversent à l'état dissous ; c'est un phénomène comparable à l'osmose des substances solubles étudié dans le chapitre premier.

Pour que les membranes deviennent perméables à l'air, il n'est pas nécessaire qu'elles soient mouillées ; il suffit qu'elles soient au contact d'air humide comme le montrent les expériences de Paul Becquerel sur les téguments des graines. Le dispositif est le même que dans les expériences de Wiesner et Molisch sauf que l'extrémité du tube fermée par la membrane *m* est engagée dans le col d'un ballon (fig. 19) que

l'on peut remplir d'air sec ou d'air humide. Avec de l'air sec, la hauteur du mercure dans le tube reste invariable ; avec de l'air humide, elle diminue.

Supposons maintenant que le tube renversé sur le mercure renferme du gaz carbonique. Si l'on mouille la pellicule de raisin qui le ferme, le niveau du mercure s'élève, au lieu de s'abaisser comme lorsqu'il y a de l'air. C'est que le gaz carbonique sort du tube à travers la membrane plus vite que l'air n'y entre. Cela tient à ce que le gaz carbonique est beaucoup plus soluble dans l'eau que l'oxygène et l'azote, et que la vitesse du passage des gaz dissous est proportionnelle à la fois à leur solubilité et à la pression qu'ils exercent sur la membrane. Or, on sait qu'un litre d'eau à 15° dissout 1.002 centimètres cubes de gaz carbonique à la pression de 760 millimètres et seulement 14 centimètres cubes d'azote ou 29 centimètres cubes d'oxygène dans les mêmes conditions. Il n'est donc pas étonnant que le gaz carbonique passe plus vite que l'air bien que sa pression soit plus faible. Il va sans dire que si l'expérience était disposée de telle sorte que le tube renferme de l'air et soit dans une atmosphère de gaz carbonique, le niveau du mercure baisserait.

Si l'on emploie une membrane cutinisée telle que du périderme de Bouleau, on constate que, dans le tube renfermant du gaz carbonique, le niveau du mercure s'élève légèrement, même lorsque la membrane est sèche. Cela tient à ce que le gaz carbonique se dissout, en très faible quantité il est vrai, dans la matière qui constitue le liège. D'ailleurs, si l'on mouille le périderme, le niveau du mercure s'élève beaucoup plus vite, la solubilité dans l'eau étant bien supérieure.

En somme, on voit qu'il y a la plus grande analogie entre le passage des gaz à travers les membranes

et l'osmose des substances dissoutes. Il n'y a là rien qui doive nous étonner, puisque toutes les lois de l'osmose peuvent être déduites de cette hypothèse que les substances dissoutes sont à l'état gazeux et se conduisent comme des gaz dont la force élastique serait remplacée par le pouvoir osmotique.

Mécanisme des échanges gazeux. — Nous comprendrons mieux maintenant le mécanisme des échanges gazeux. On sait qu'il y a deux voies possibles pour les gaz qui entrent dans une feuille ou qui en sortent : les stomates ou la cuticule. Dans le premier cas, le gaz carbonique, produit dans le protoplasma, traverse une membrane de cellulose, puis circule dans les lacunes à air jusqu'à l'ouverture des stomates ; dans le second cas, il se répand directement dans l'atmosphère après avoir traversé la membrane externe des cellules épidermiques recouverte par la cuticule. D'après les expériences de Blackman, la presque totalité des échanges gazeux se fait par les stomates ; la filtration à travers la cuticule est insignifiante. Cela tient à ce que les membranes de cellulose qui limitent les méats sont toujours plus ou moins humides, et par conséquent peuvent se laisser traverser par les gaz dissous dans l'eau ; tandis que la cuticule, à peu près sèche, est presque imperméable pour les gaz.

On s'explique ainsi le parallélisme étroit qui existe entre l'intensité de la transpiration et les échanges gazeux de la respiration et de l'assimilation. Partout où les membranes superficielles sont humides, les échanges gazeux, quelle que soit leur nature, sont facilités ; là où elles sont plus ou moins desséchées, les échanges sont ralentis ou même supprimés. Or la transpiration est nuisible alors que les échanges gazeux de la respiration et de l'assimilation sont indispensables. L'adaptation la plus avantageuse,

qui consiste à réduire la transpiration au minimum sans porter atteinte aux autres échanges gazeux, semble très difficile à réaliser ; et en fait il n'y a que des solutions approchées. Nous avons vu que, dans les cas les plus ordinaires, les échanges gazeux sont favorisés par ce fait que les cellules assimilatrices ont des parois perméables et humides ; la transpiration est retardée parce que ces mêmes cellules, au lieu d'être exposées à l'air extérieur toujours plus ou moins sec, sont entourées d'un système de lacunes où l'atmosphère tend à se saturer.

La grande solubilité du gaz carbonique compense sa très faible pression dans l'air et permet aux cellules vertes d'extraire de l'atmosphère la quantité de carbone nécessaire à l'alimentation. D'autre part, l'absorption du gaz carbonique est augmentée par sa solubilité, assez faible il est vrai, dans la cutine qui recouvre l'épiderme des feuilles ; une certaine quantité de gaz carbonique peut ainsi arriver jusqu'à la chlorophylle sans passer par les stomates.

On a pensé que la solubilité du gaz carbonique dans l'eau pouvait être une cause d'erreur dans les mesures relatives à la respiration. Supposons en effet une feuille verte maintenue à l'obscurité. Le gaz carbonique produit par la respiration ne se dégage dans l'atmosphère que lorsque les cellules, et en particulier leur suc cellulaire, en sont saturées. Or, la quantité de gaz carbonique retenue ainsi par les cellules est proportionnelle à la pression de ce gaz dans l'atmosphère qui entoure les cellules. Mais la plupart des expériences sont faites dans une atmosphère confinée où la proportion de gaz carbonique augmente rapidement. A la fin de l'expérience, les cellules retiennent donc plus de gaz carbonique qu'au commencement et une partie du gaz produit est ainsi soustraite aux mesures.

Cette objection faite par Maquenne et Demoussy aurait toute sa valeur si les cellules qui respirent étaient directement au contact de l'atmosphère extérieure; mais nous savons que la plupart sont au contact de lacunes dont l'atmosphère, difficile à connaître exactement, n'a pas la même composition que l'air extérieur; le gaz carbonique produit par les cellules s'y accumule avant de sortir par les stomates, et cela même lorsque la proportion du gaz carbonique est très faible à l'extérieur. Il est vraisemblable que la composition de l'air des lacunes ne varie pas de la même façon que celle de l'air extérieur. Comme la quantité de gaz retenu par les cellules dépend de la composition de l'air des lacunes plutôt que de celle de l'air extérieur, il s'en suit que cette quantité varie probablement très peu dans le cours d'une expérience.

Pour réduire l'erreur au minimum, il suffit de ne commencer l'expérience que lorsque, les plantes étant déjà à l'obscurité depuis quelques instants, le dégagement du gaz carbonique se produit d'une façon régulière; on peut alors admettre que les méats renferment du gaz carbonique à une pression qui variera peu et que le suc cellulaire est saturé pour cette pression. Dans tous les cas, pour connaître exactement la valeur de l'erreur, il faudrait savoir la composition de l'air des méats, ce qui ne paraît guère possible.

Plantes aquatiques. — Les considérations qui précèdent ne s'appliquent qu'aux plantes aériennes; le cas des plantes aquatiques est tout autre. Le milieu où elles vivent leur assure l'eau en quantité indéfinie; elles n'ont pas à se défendre contre la transpiration qui ne peut se produire; la cuticule est donc inutile et en fait n'existe pas. D'ailleurs, les gaz absorbés ou rejetés sont à l'état dissous et nous pou-

vons prévoir que les parois des cellules épidermiques se prêtent à l'entrée et à la sortie de l'oxygène et du gaz carbonique.

Une expérience de Devaux met en évidence la réalité des échanges gazeux à travers les cellules épidermiques dépourvues de stomates. Un rameau d'Elodea (fig. 20) est plongé partiellement dans un bouchon

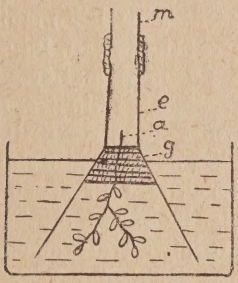


Fig. 20. — *a*, rameau d'Elodea ; *g*, gélatine ; *m*, tube communiquant avec une machine pneumatique.

de gélatine *g* fusible à 30°, renfermé dans un entonnoir renversé *e*; et cela de façon que la base *a* du rameau soit en dehors de la gélatine du côté du tube de l'entonnoir, et que la plus grande partie des feuilles soit également en dehors de la gélatine mais du côté élargi de l'entonnoir. On plonge tout l'appareil dans l'eau, sauf l'extrémité supérieure du tube que l'on met en rapport avec une machine pneumatique, en *m*. Sous l'influence du vide, les gaz renfermés dans le rameau d'Elodea sortent de la base de la tige et peuvent être recueillis.

On peut ainsi extraire, en 16 heures, 6 centimètres cubes de gaz d'un rameau d'Elodea pesant 1gr. 5. Cette quantité de gaz est bien supérieure à celle que pouvait renfermer la plante au début de l'expérience.

Il faut donc admettre que les gaz dissous dans l'eau ont pénétré dans les tissus à travers les cellules épidermiques. L'expérience de Devaux montre que, chez les plantes aquatiques, les gaz dissous sont entrés par osmose à travers les membranes des cellules épidermiques et ont circulé tout le long de la tige.

D'ailleurs, comme les substances solides dissoutes, les gaz peuvent traverser les membranes humides sans qu'il y ait absorption d'eau. Dans les phénomènes d'osmose, le passage de la matière dissoute, quelle qu'elle soit, est indépendant du passage du dissolvant.

Lacunes; dégagement de bulles d'air. — Les échanges gazeux des plantes aquatiques sont facilités par la présence ordinaire, dans les tissus parenchymateux, de grandes lacunes remplies de gaz. D'après Devaux, cette atmosphère interne comprend :

Gaz carbonique.	0,69 °/₀
Oxygène	18,41 °/₀
Azote.	80,89 °/₀

Il est vraisemblable que la composition est variable et qu'il y a plus d'oxygène et moins de gaz carbonique à la lumière, lorsque les plantes assimilent, qu'à l'obscurité lorsqu'elles dégagent du gaz carbonique et absorbent de l'oxygène. Les échanges gazeux des cellules qui limitent les lacunes se font en effet directement aux dépens de l'atmosphère des lacunes qui se trouve ainsi modifiée. Comme d'autre part les cellules épidermiques puisent les gaz dissous dans l'eau, et qu'à cet état les gaz peuvent passer d'une cellule à l'autre, il s'en suit que l'atmosphère des lacunes peut se renouveler aux dépens des gaz dissous dans l'eau où baigne la plante.

Lorsqu'une plante aquatique est intacte, c'est-à-dire n'a aucune blessure permettant à la cavité des lacunes

ou des vaisseaux de communiquer directement avec l'extérieur, il n'y a jamais dégagement de bulles; tous les gaz sont absorbés ou rejetés à l'état dissous à travers les membranes des cellules superficielles. Mais lorsqu'il y a une blessure et que la plante verte est exposée à la lumière, on voit des séries de bulles se dégager par la plaie; l'on sait d'ailleurs que le nombre de ces bulles peut servir de mesure à l'intensité de l'assimilation. Le gaz ainsi dégagé n'est pas de l'oxygène pur, mais renferme une proportion de ce gaz bien plus grande que l'air atmosphérique.

Dans ce cas, le gaz carbonique est absorbé à l'état dissous et l'oxygène est rejeté à l'état libre; on explique cette différence par la solubilité de l'oxygène bien moindre que celle du gaz carbonique. Mais il faut bien remarquer que c'est là en somme un fait anormal et que, dans une plante intacte, où vraisemblablement l'assimilation est aussi intense que dans une plante blessée, l'oxygène est rejeté à l'état dissous.

L'absorption, la circulation et l'élimination des gaz par la plante se font donc, comme pour les substances solides dissoutes, suivant les lois de l'osmose. L'eau sert de véhicule aux gaz de la même manière qu'aux sels.

BIBLIOGRAPHIE DU CHAP. XI

DEVAUX. — *Du mécanisme des échanges gazeux chez les plantes aquatiques submergées* (Ann. sc. Bot. 7e série, t. IX, 1889).

WIESNER UND MOLISCH. — *Untersuchungen ueber die Gasbewegung in der Pflanze* (Sitz. Math. nat. class. Akad. Wien, Bot. 98, I, 1889).

CONCLUSIONS

Tous les échanges, soit des cellules entre elles, soit des cellules avec le milieu extérieur, sont déterminés par les lois de l'osmose. Le prétendu choix des racines, en vertu duquel certaines substances seraient acceptées et d'autres refusées, l'ascension de l'eau dans la tige à une hauteur indéfinie, les sécrétions de toute sorte, s'expliquent très simplement par les propriétés osmotiques des cellules vivantes. L'émission d'eau, soit à l'état liquide, soit à l'état de vapeur, les échanges gazeux, les migrations de réserves sont également sous la dépendance de la perméabilité des membranes protoplasmiques.

Les phénomènes osmotiques qui règlent la marche des fonctions physiologiques de la plante correspondent à un état moyen de la perméabilité des membranes. C'est là leur caractère essentiel; le maintien de la vie est également incompatible avec la semi-perméabilité complète et avec une perméabilité trop grande.

Avec des membranes semi-perméables, l'absorption des substances dissoutes serait impossible. La nutrition ne pourrait avoir lieu. On ne comprendrait

même pas comment les cellules, avec le contenu qu'on leur connaît, auraient pu se former.

Avec des membranes complètement perméables, les matières élaborées par la plante et qui lui sont indispensables, se répandraient au dehors suivant les lois de la diffusion et seraient perdues pour elle. Dans l'eau, les cellules ne pourraient conserver les substances dissoutes ; dans l'air, elles se dessécheraient.

Il est donc nécessaire que la perméabilité : 1° soit assez grande pour permettre l'absorption et la circulation des substances dissoutes et se prêter aux échanges gazeux indispensables ; 2° soit assez faible pour que les matières solubles élaborées soient retenues, pour que la perte de vapeur d'eau ne soit pas trop forte, et enfin pour que la force osmotique soit suffisante et détermine la circulation. Ce sont là des conditions en apparence contradictoires et cependant indispensables. On a vu qu'elles sont réalisées de façon à procurer à la plante, dans une certaine mesure, les avantages de la perméabilité et ceux de la semi-perméabilité, tout en la préservant des inconvénients qui en sont la contre-partie.

Chaque cellule peut être assimilée à un osmomètre. Si la membrane protoplasmique est perméable, c'est un osmomètre de Dutrochet ; si elle est semi-perméable, c'est un osmomètre de Pfeffer. Pour le bon accomplissement des fonctions physiologiques, il faut que la cellule tienne de l'osmomètre de Dutrochet la faculté de laisser entrer les sels utiles et circuler les matières de réserve ; il faut d'autre part que, comme un osmomètre de Pfeffer, elle s'oppose à la diosmose des matières élaborées et conserve une certaine pression intérieure, une certaine turgescence.

La circulation des substances dissoutes est assurée parce que les membranes sont toujours plus ou

moins perméables pour les sels utiles qui peuvent ainsi entrer; ils ne ressortent pas parce qu'ils sont précipités par le fait même qu'ils sont utilisés. Les matières organiques élaborées ne s'échappent pas parce que la membrane protoplasmique est beaucoup moins perméable pour elles que pour les sels minéraux. D'ailleurs les cellules jeunes qui ont besoin de recevoir ces matières et les vieilles cellules qui doivent les céder ont des parois beaucoup plus perméables que les cellules adultes dont le rôle est de les conserver.

Une adaptation non moins délicate est réalisée au point de vue de la perméabilité pour l'eau. Soit par leur nature même, soit par leur réaction vis-à-vis des conditions extérieures, les membranes sont assez perméables pour permettre les échanges gazeux indispensables et assez peu perméables pour empêcher la déperdition d'une trop grande quantité de vapeur d'eau.

Le transpiration qui tend à dessécher les plantes aériennes apporte automatiquement un remède au malaise qu'elle crée; en concentrant le suc cellulaire, elle augmente le pouvoir osmotique et détermine ainsi un appel d'eau qui est la cause principale de la circulation.

La perméabilité des membranes joue donc un rôle essentiel dans la physiologie des plantes, et cela par suite de propriétés moyennes et variables qui permettent aux forces osmotiques de se manifester et réalisent des conditions qui pouvaient paraître inconciliables. Le jeu automatique des lois fixes de l'osmose suffit pour satisfaire les besoins infiniment divers de la vie, et cela grâce à la diversité correspondante des propriétés osmotiques de la matière vivante.

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE PREMIER

Osmose.

L'osmose est une force spéciale 7
Osmomètre de Dutrochet. 8
Membranes semi-perméables. 12
Lois de l'osmose. 15

CHAPITRE II

Turgescence et plasmolyse.

Cellule végétale 21
Turgescence de la cellule. 23
Plasmolyse de la cellule. 24
Pouvoir osmotique du suc cellulaire. 26
Valeur de la turgescence 28

CHAPITRE III

Variations de la perméabilité.

Semi-perméabilité restreinte. 33
Cellules semi-perméables 34

Influence de l'âge 36
Influence de la température 38
Influence de la lumière 39
Perméabilité pour l'eau 40
Semi-perméabilité et perméabilité. 42
Bibliographie des chapitres I, II, III. 43

CHAPITRE IV

Absorption.

Structure des racines jeunes. 45
Absorption de l'eau. 47
Rôle de l'endoderme. 49
Absorption et circulation des substances dissoutes. . . . 52
Indépendance de l'absorption de l'eau et des sels 53
Accumulation des substances dans les cellules. 55

CHAPITRE V

Circulation.

Structure de la tige. 59
Localisation du courant ascendant 60
Utilité des vaisseaux 62
Transmission des pressions 64
Poussée des racines. 67
Transpiration. 69
Rôle des cellules vivantes. 70
Rôle des vaisseaux 73
Mécanisme de la circulation. 76
Rôle de la semi-perméabilité 77
Circulation des sels. 78

CHAPITRE VI

Emission de liquides.

Emission d'eau 81
Cause et mécanisme de l'émission d'eau. 83
Influence d'un abaissement de température 86
Réabsorption de l'eau. 87
Rôle de l'émission d'eau. 88
Hydatodes 89

Nectar et nectaires 91
Mécanisme de la sortie du nectar 93
Influence d'une première émission de nectar 95
Rôle des nectaires 96
Excrétion de calcaire 99
Rôle de l'excrétion du calcaire. 101
Canaux secréteurs; poils sécréteurs 103
Formation des thylles. 105
Bibliographie des chapitres IV, V et VI 105

CHAPITRE VII

Transpiration.

Mesure de la transpiration 107
Rôle des stomates et de la cuticule. 109
Variations diurnes. 111
Influence de l'état hygrométrique. 112
Influence de la température 113
Influence de la lumière 115
Plantes vertes et plantes sans chlorophylle. 117
Insuffisance des conditions extérieures 119

CHAPITRE VIII

Rôle de la perméabilité.

Evaporation et perméabilité 121
Influence de la chaleur et de la lumière 122
Commencement de dessiccation 125
Commencement de plasmolyse 127
Plasmolyse et transpiration 129
Perméabilité et transpiration. 130
Evaporation et transpiration 133

CHAPITRE IX

Inutilité de la transpiration.

Elimination d'eau. 135
Absorption des sels 136
Ascension de la sève 137
Transpiration et synthèse organique. 139
Régulation de la température 142

Fonction des stomates 143
La transpiration est un mal inévitable 146

CHAPITRE X

Adaptations.

Plantes aquatiques 150
Plantes aériennes 150
Cryptogames 153
Concentration du suc cellulaire 154
Plantes halophytes 156
Adaptations spéciales à un climat sec 159
Localisation des stomates; poils; sclérenchyme 160
Reploiement des feuilles de Graminées 162
Plantes grasses; réserves d'eau 164
Contraction du protoplasma 167
Rétention de vapeur d'eau 169
Bibliographie des chapitres VII, VIII, IX et X 170

CHAPITRE XI

Echanges gazeux.

Imperméabilité des membranes sèches 172
Osmose des gaz dissous 173
Mécanisme des échanges gazeux 176
Plantes aquatiques 178
Lacunes; dégagement des bulles d'air 180
Bibliographie du chapitre XI 181

Conclusions 183

E. GREVIN — IMPRIMERIE DE LAGNY

Bot.
L.

170990

Author Leclerc du Sablon

Title Le rôle de l'osmose en biologie.

DATE. NAME OF BORROWER.

University of Toronto
Library

DO NOT
REMOVE
THE
CARD
FROM
THIS
POCKET

Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU